Was bedeutet „Metamorphose“ in der Botanik?

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

bei der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Albert Mann

aus East-Orange (Amerika).

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3.

1894.

Was bedeutet „Metamorphose“ in der Botanik?

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

bei der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Albert Mann

aus East-Orange (Amerika).

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3.

1894.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546007_0034

Einleitung.

Wenn man einen Blick auf den Gestaltenreichthum wirft, welcher sich im Gewächsreiche darbietet, so macht die wechselvolle Mannigfaltigkeit zunächst einen verwirrenden Eindruck. Je mehr man aber durch Forschung in die Gesetzmässigkeit der Formgestaltung einzudringen sucht, um so mehr wird man überrascht durch die Einförmigkeit und Gleichartigkeit der Grundformen, auf welche all die mannigfaltigen Gestaltungen zurückzuführen sind. Man findet, dass es nur wenige Glieder am Pflanzenkörper gibt, die in wechselnden Formen überall wieder auftreten. Und alle die wechselvollen Gestalten, unter denen uns ein solches Glied des Pflanzenkörpers bei den verschiedenen Arten der Gewächse entgegentritt, sind durch sanft abgestufte Uebergänge mit einander verbunden. Die Vielgestaltigkeit der Formen ist ein Ausdruck der Metamorphose.

Eine wachsende Pflanze als lebendes Individuum entwickelt die an ihr entstehenden Organanlagen nicht einfach in einem schematischen und überall wiederkehrenden Entwickelungsgange, sondern es liegt in ihr die Fähigkeit in jedem Falle einen besonderen Entwickelungsgang einzuschlagen. Und ausserdem stehen auch die wachsenden Organe unter dem Einflusse äusserer Umstände, deren Wirkung sie durch weit grössere Bildsamkeit in ihrer Endform zum Ausdruck bringen können als gewöhnlich angenommen wird. Mit anderen Worten, die Metamorphose ist nicht etwa eine Ausnahme von der Regel oder eine zufällige Absonderlichkeit im Pflanzenleben, sondern sie ist ein normales Moment, das in dem Entwickelungsgange jedes Pflanzenorganes eine wichtige Rolle spielt.

Es kann nicht befremden, dass diese so allgemein verbreitete Erscheinung die Aufmerksamkeit sehr vieler botanischer Forscher auf sich gezogen hat, und dass die Litteratur über diesen Gegenstand sehr umfangreich ist; besonders seit den Arbeiten von Wolff und Goethe sind zahlreiche Schriften mit bestimmterer Fragestellung über die Metamorphose verfasst worden. Es würde uns zu weit führen ein vollständiges Verzeichniss der einschlägigen Litteratur zu geben; für unseren Zweck genügt es, die Werke namhaft zu machen, welche in

bestimmter Beziehung zu unserem Thema stehen. Im nachfolgenden Text sollen an den bezüglichen Stellen die betreffenden Titel angegeben werden.

Trotz der vielfältigen Bearbeitung des Themas [1]) ist man bis jetzt noch nicht zu einer allgemein angenommenen einheitlichen Auffassung über das wahre Wesen der Metamorphose gelangt. Ein neuerer Autor sagt z. B. in seinem jüngst erschienenen Lehrbuch der Botanik, welches einen Ueberblick über den gegenwärtigen Stand unserer Wissenschaft geben soll, noch ausdrücklich, dass man das Wort „Metamorphose" nur bildlich verstehen könne und dass es in keinem Sinne ein realer, sondern ein ideeller Wachsthumsvorgang sei.

Es dürfte am Ort sein, den Unterschied zwischen den beiden vielgebrauchten Ausdrücken „reale Metamorphose" und „ideelle Metamorphose" hier klar zu legen. Von einer ideellen Metamorphose kann nur dann gesprochen werden, wenn an einem Punkte des Pflanzenkörpers statt des der Regel nach dort stehenden Organes ein anderes Organ angelegt wird. So kann z. B. bei gewissen Pflanzen an der Stelle, wo die Anlage eines Blüthensprosses zu erwarten wäre, eine Ranke auftreten. Beide Organe sind aber von ihrer frühesten Anlage an verschieden. Es handelt sich hier also um die Substituirung des einen Organs für das andere. Von einer Metamorphose kann daher nur auf Grund von Analogieschlüssen, d. i. im ideellen Sinne, die Rede sein. Es kann uns im Folgenden nicht schwer fallen, diesen Fall der ideellen Metamorphose von der realen Metamorphose getrennt zu halten. Denn bei der letzteren handelt es sich darum, dass die Anlage eines bestimmten Organes nicht den zu erwartenden Entwickelungsgang einschlägt, sondern während des Wachsthums Form und Function eines anderen Organes annimmt.

Häufig finden wir in den Fällen, in welchen die reale Metamorphose vorliegt, Uebergangsformen zwischen dem typischen und dem metamorphosirten Organ. So stehen z. B. an manchen Sprossen von *Berberis* unten typische Laubblätter; nach oben hin folgen auf dieselben Blattformen, deren Spitzen mehr oder weniger verdornt sind. Je näher die Organe der Spitze stehen, desto weiter sind sie verdornt, bis endlich nahe der Spitze typische Dornen ausgebildet werden. Es wäre eine Spielerei mit Worten, wollte man alle diese Uebergangsformen und endlich auch die typischen Dornen als „modificirte" Laubblätter bezeichnen. In Wirklichkeit liegt die Sache so,

1) Vergl. Goebel, Vergl. Entwickelungsgeschichte pag. 103 ff., wo die verschiedenen Auffassungen kritisch dargestellt sind.

dass sich an jeder Uebergangsform insofern als die Anlage, aus welcher sie hervorgegangen ist, eine typische Laubblattanlage war, eine reale Metamorphose vollzogen hat. Da sich die reale Metamorphose bei den Uebergangsformen aber nicht auf das ganze Organ, sondern nur auf Theile desselben erstreckt, so ist es angebracht, hier von einer partiellen realen Metamorphose zu sprechen.

Hinsichtlich des Vorganges der realen Metamorphose kann man drei Fragen stellen: 1. welche Kraft gibt den Anlass für diese Erscheinung? 2. auf welche Weise vollzieht sich der Vorgang? und 3. welche biologische Bedeutung kommt diesem Gestaltungsprocesse zu? Wir beschränken uns im Folgenden auf die zweite dieser Fragen; nur einige mehr allgemeine Andeutungen über die Beantwortung der beiden übrigen mögen hier in der Einleitung Platz finden. Die Ursache der realen Metamorphose, der Anstoss zu der Umbildung, ist nicht in den äusseren Umständen allein zu suchen; vielmehr liegt dieselbe im inneren Wesen der Pflanze begründet. Auch wo durch den Wechsel der äusseren Verhältnisse der Gang der realen Metamorphose weitgehend beeinflusst wird, lässt sich immer noch deutlich die Tendenz der Pflanze zur Metamorphose wahrnehmen. Es wäre denkbar, dass die Tendenz als eine durch äussere Verhältnisse inducirte, im Lauf der phylogenetischen Entwickelung erblich fixirte Eigenschaft angesehen werden müsste; so wie sich uns aber gegenwärtig die Erscheinung darbietet, haben wir die reale Metamorphose als das Resultat innerer Kräfte zu definiren.

Bezüglich der dritten Frage lässt sich constatiren, dass im Allgemeinen durch die reale Metamorphose die Pflanzenorgane bestimmten äusseren Lebensverhältnissen angepasst werden, die metamorphosirten Organe sind also für das Pflanzenindividuum eine nutzbringende Einrichtung und dadurch besonders unterscheiden sie sich von monstrosen Bildungen, welche für den Pflanzenkörper oft nicht nur nutzlos, sondern direct schädlich sind.

Die Untersuchungen, welche den nachfolgenden Ausführungen zu Grunde liegen, wurden auf Aufregung des Herrn Professor Goebel unternommen und unter seiner Leitung in dem königlichen Pflanzenphysiologischen Institut in München ausgeführt.

Für das lebhafte Interesse, das Herr Professor Goebel meinen Arbeiten entgegenbrachte, und für die mannigfachen Fingerzeige und Rathschläge, die er in liebenswürdigster Weise in täglichen Besprechungen mir gewährte, spreche ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aus.

Metamorphose von Sprossen zu Ranken bei den Ampelideen.

Obwohl die Ranken der Ampelideen in der Form sehr verschieden sind, so stimmen sie doch alle darin überein, dass sie metamorphosirte Blüthensprosse sind. Wenn der vorliegende Fall auch als ein Beispiel der realen Metamorphose von Wichtigkeit ist, so kann er hier doch eine kurze Behandlung finden. Die Ampelideen liefern uns nämlich ohne jede künstliche Behandlung alle denkbaren Uebergangsformen zwischen dem typischen und dem metamorphosirten Organ. Bei Vitis besonders ist es nicht schwer, eine einzelne Rebe zu finden, die alle Zwischenstufen der Umwandlung trägt, zwischen Blüthenständen mit keiner Spur einer Rankenbildung und Ranken, an denen keine Spur von Blüthen vorhanden ist. Und wenn wir ferner durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchung erkennen, dass Ranke und Blüthenspross immer in derselben Stellung und immer in derselben Form erscheinen und bis zu einem gewissen Entwickelungsstadium Identität des Wachsthums zeigen, und dann, dass sie einerseits sich zu vollkommenen Weintrauben entwickeln, andererseits aber sich in vollkommene Ranken verwandeln oder rudimentäre Blüthen bilden, die sich niemals entfalten, oder als vereinzelte Blüthe an einer sonst vollkommenen Ranke hängen — wenn man diese Beobachtungen macht, ist es unmöglich, einen anderen richtigen Schluss zu ziehen, als dass hier ein Beispiel der realen Metamorphose vorliegt. Denn ein Spross, welcher ontogenetisch eine Inflorescenz ist, wird in etwas ganz anderes verwandelt, nämlich in eine Ranke; aber nicht plötzlich oder zu einer Zeit vor seiner ersten Anlage auf dem Vegetationspunkt; denn wir könnten in diesem Falle nichts anderes als Ranken und Weintrauben bekommen. Uebergangsformen, wie sie allen Weinstöcken an den ersten Knoten des alljährlichen Zuwachses gemeinsam sind, könnten niemals hervorgebracht werden.

In der That bezeichnen die Beispiele von verkümmerter Inflorescenz und von unvollkommenen Ranken einen so unmerklichen Stufengang in dieser Serie, dass es unmöglich ist, eine scharfe Grenze festzustellen. Wenn wir also eine Vitis-Ranke sehen, an der nur eine geringe Spur von Blüthen vorhanden ist, wie können wir sie anders nennen, als eine Metamorphose des Blüthensprosses? Sie ist gewiss kein modificirter Blüthenspross, denn sie ist überhaupt kein Blüthenspross mehr. Sie ist eine Ranke. Aber was ist eine Ranke? Obgleich Ranken die nämlichen organischen Verrichtungen haben, so können sie doch aus ganz verschiedenen Organen entstanden sein, z. B. aus der Lamina (Cobaea), aus dem Blattstiel (Nepenthes), aus dem ganzen Blatt (Bryonia), aus dem Laubspross (zum Theil Bauhinia), aus der Wurzel (Taeniophyllum), aus der Inflorescenz (Passiflora). Die Ranken der Ampelideen haben also einen specifischen Ursprung; sie sind das Produkt der Metamorphose des Blüthensprosses. Entwickelten sie sich gleichmässig, so dass sie die Inflorescenz ersetzten, aber keine Uebergangsstufen von einer Form zur anderen zeigten, dann wäre der Vermuthung Raum gegeben, dass die Ranke eine wirkliche Neubildung an Stelle der Inflorescenz sei. Dies ist aber nicht der Fall. Sie verdrängen sich nicht, sondern sie gehen durch sehr sanfte Abstufung in einander über; sie beginnen mit vollständiger Identität der Form und, indem sie sich aus dieser Form entwickeln, weisen sie jede erdenkliche Uebergangsstufe auf; die ersten Stadien von einer oder von mehreren Blüthen, die bei der frühesten Entwickelung des Kron- und des Kelchblattes verkümmert sind, oder eine einsame reife Weinbeere auf einer sonst vollkommenen Ranke, oder eine Weintraube, deren Stengel seine Rankenverwandtschaft durch seine Reizbarkeit und seine Fähigkeit, sich um eine Stütze zu schlingen, kund thut. Der nicht künstlich manipulirte Weinstock ist also, wie schon oben erwähnt, an und für sich durch seine mannigfachen Uebergangsformen ein positives Beispiel für die Realität der Metamorphose.

Die Behandlung der Frage auf dem Gebiete der vergleichenden Morphologie ist keineswegs besonders anziehend.

Die Monopodial-Sympodial-Streitfrage ist eine alte Wahlstatt, auf welcher viele tüchtige, aber unentscheidende Anstrengungen gemacht worden sind. Die wenigen Sätze, die hier folgen, sind eher eine kurze Zusammenfassung der Thatsachen, welche bei der Untersuchung der metamorphosirten Blüthensprosse nebenher beobachtet wurden, als ein Versuch, neues Licht auf die Frage selbst zu werfen.

Demjenigen, der diesem Probleme zum ersten Male naht, und der dessen Auslegung unbefangen gegenüber steht, scheint die Sympodialtheorie einen auffallenden Fehler aufzuweisen, nämlich sie verlangt der Erklärung zu viel. Die Pflanzen scheinen nicht sympodial zu sein und wenn sie es sind, so ist das Gesetz ihres Wachsthums so kunstvoll unter entgegengesetzten Erscheinungen verborgen, dass es beinahe nicht zu entdecken ist. Im Folgenden sind einige Thatsachen mitgetheilt, die man nur hypothetisch mit dieser Theorie in Einklang bringen kann:

1. Das Blatt an dem monopodialen Knoten und das nächste an dem sympodialen Knoten darüber stehende befinden sich einander gegenüber, anstatt rechtwinkelig, wie zu erwarten sein würde, wenn die Stengelausdehnung der Axillarspross des ersten Blattes wäre, und zwar nicht nur, wo am Stengel sowohl Lang- als Kurztriebe sich zeigen, sondern auch an ästigen Ranken, wo keine Spur davon zu entdecken ist.

2. Beispiele von zusammengesetzten Ranken, wie sie in beifolgender Abbildung dargestellt sind (Fig. 1). Wenn man diese sympodial erklärt, so muss *a* Hauptspross sein, *b* Axillarspross und *c* Beiknospe. In diesem Falle würden wir es hier wieder mit dem Stützblatt *sch* ausser Stellung zu thun haben. Oder *c* ist Axillarspross, wobei das Stützblatt normal, aber der Beispross *b* ausser Stellung zwischen *c* und dem Hauptspross *a* steht.

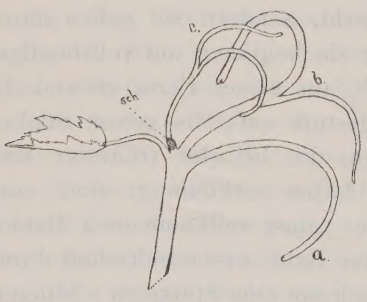

Fig. 1.
Vitis ep.?

3. An dem Vegetationspunkte aller Ampelideen findet sich kein Zeichen der sympodialen Anordnung, sondern eine sehr deutliche monopodiale Methode des Wachsthums; und zwar nicht nur in der Hauptachse, sondern auch in den Ranken oder in der Inflorescenz. Die beifolgenden Figuren (Fig. 2 *A—F*) machen dies klar; in jedem einzelnen Falle ist das erste Anzeichen der Ranke eine kleine Anschwellung, die sich auf der Seite der Vegetationsspitze, und zwar immer tiefer als die Anlage des gegenüberstehenden Blattes befindet. In allen diesen Beispielen würde die Sympodialtheorie verlangen, dass die oberste Ranke *R* die Hauptachse, und der grosse terminale Vegetationspunkt ein Spross in der Achse des höchsten

Blattes *b* sei; ein Spross also, welcher von Anfang an viel grösser ist als sein Blatt oder der „Hauptspross“ *R*, den er ersetzt.

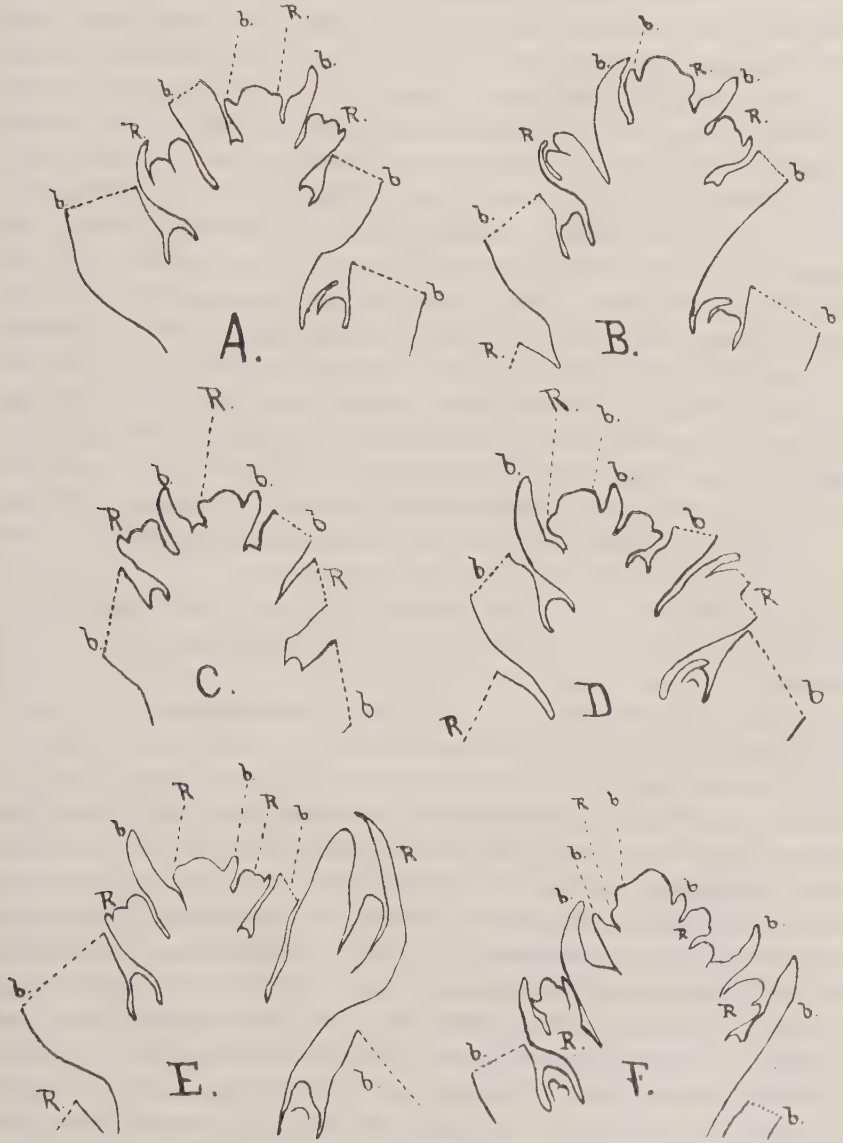

Fig. 2.
Vegetationspunkte von: *A* Vitis odoratissima, *B* V. cinerea, *C* V. aestivalis, *D* V. riparia, *E* V. labruska, *F* Ampelopsis Virginica.

Dieser grosse Widerspruch zwischen der Theorie und den Erscheinungen lässt nur eine Erklärung zu, nämlich, dass die sympodiale Tendenz vor dem ersten Auftreten dieser Organanlagen zur Geltung kommt. Betreffs dieser Annahme gestatten wir uns nur die Bemerkung, dass wir, wenn wir unsere Erklärungen in einer allen realen Erscheinungen vorhergehenden Periode suchen, ein Gebiet betreten, wo Behauptungen ebenso leicht gemacht als schwer bewiesen werden können. Eines ist wenigstens gewiss, nämlich, dass in der ganzen Familie kein sichtbares Zeichen vorhanden ist, dass in dem Vegetationspunkte die Ranke zuerst apical gestellt sei und dann „durch den Axillarspross bei Seite geschoben werde", sondern vielmehr begegnet sie uns in jedem Falle zum ersten Male als eine kleine Anschwellung tief unten an der Seite des Vegetationspunktes. Betreffs der Theorie, dass das Wachsthum monopodial ist und die Ranke einfach ein Extraaxillarspross, der sich auf der dem Blatt gegenüberstehenden Seite des Knotens bildet, lässt sich wohl nur einwenden, dass Extraaxillarsprosse selten vorkommen. Wenn wir indessen zugeben, dass bei den Ampelideen dieser seltene Fall vorliegt, so lassen sich die Erscheinungen ihres Wachsthums dadurch vollkommen erklären.

1. Die Abwechselung der Blätter an entgegengesetzten Seiten des Stengels würde in diesem Falle normal sein.

2. Dasselbe gilt von den Fällen, die in der Abbildung (Fig. 1) dargestellt sind, wo *a* extraaxillar, *b* die Hauptachse und *c* blattaxillar sein muss.

3. Am Vegetationspunkte wäre die Vegetationsspitze die Hauptachse und die Ranke ein Seitenspross.

Es wäre hier noch zu erwähnen, dass es nicht unwahrscheinlich ist, dass dieser „Extraaxillarspross" ursprünglich in der Achsel eines Blattes stand, das jetzt fehlt, und das dem, welches noch entwickelt wird, gegenüber stand. Das würde auch mit der Keimlingsform dieser Pflanzen übereinstimmen. Derartiges Verschwinden eines Blattes ist auch sonst nicht unbekannt, z. B. die sogenannten „extraaxillaren" Blüthenknospen der Nymphaeaceen sind, wie Raciborski nachgewiesen hat (Flora 1894), axillar in einer rudimentären Spur von Schuppe. Der Ampelideenranke fehlen Andeutungen von einem solchen ursprünglichen Stützblatt auch nicht. So z. B. bei *Cissus orientalis*, *C. japonica*, wie auch an einer ungenannten *Vitis* aus Calcutta fand ich kleine, aber deutliche schuppenförmige Blattgebilde an der Basis der Ranke: während bei *Vitis carnosa* an der Stelle einer Ranke eine verkümmerte Knospe mit Schuppen zu sehen war.

In beifolgender Abbildung (Fig. 3) erscheint die Ranke in der Achsel eines gut entwickelten Blattes.[1])

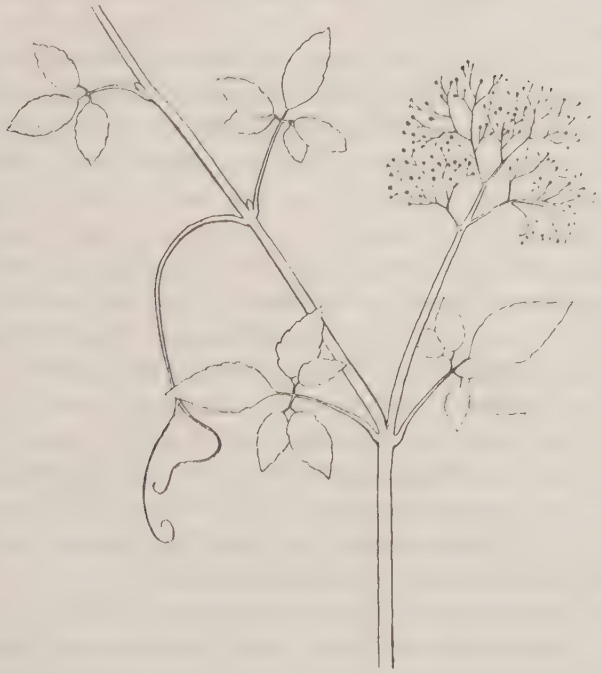

Fig. 3.
Vitis japonica.

Die Sympodialtheorie findet ihre Hauptstütze in der Gattung *Ampelopsis,* vor allem in deren Ranke. Wenn wir nicht vergessen, dass die Ranke ursprünglich eine Inflorescenz ist, und dass durch Verkümmerung der terminalen Blüthenentwickelung das Wachsthum in die Axillarknospe abgeleitet werden kann, welche dann am Gipfel wiederum verkümmern, und so eine sympodiale Anordnung durch einfach äussere Einflüsse zu Stande bringen kann, so ist es leicht begreiflich, wie diese Erscheinung in einer sonst monopodialen Familie entstehen kann. Denn Eichler's Behauptung (Blüthendiagramme S. 376), dass in zweiarmigen Ranken der Seitenzweig der stärkere sei, dürfte kaum richtig sein. Im Gegentheil, es ist nur dann so, wenn, wie oben gesagt, die Inflorescenz verkümmert ist und dadurch

1) Man vergleiche indessen eine sympodiale Erklärung einer ähnlichen, obgleich nicht identischen Anordnung der Theile von Eichler, Jahrb. Berlin Gartens, 1881, „Zum Verständniss der Weinrebe" S. 188—192.

das normale Wachsthum secundär verändert ist. In der grossen Anzahl der vom Verfasser nach dieser Seite untersuchten Weintrauben befand sich kein einziges Beispiel, welches seine Trauben nicht am Hauptspross trug.[1])

Bei den Passifloreen[2]) ist der Vorgang mit dem der Ampelideen thatsächlich identisch. Bei Passiflora sind die Uebergangsformen nicht häufig und man muss ausschliesslich die Entwickelungsgeschichte der Ranken untersuchen, um ihren Ursprung bestimmen zu können. Ein Querschnitt durch den Stengel ein wenig unterhalb des Gipfels zeigt in jeder Blattachse 3—4 Knospen. Die grösste, die dem Blatt am nächsten steht, ist die Ranke; die zweite, oder die zweite und dritte entwickeln sich gewöhnlich zu Blüthen. Und wenn nicht nur Quer-, sondern auch Längsschnitte bei verschiedenen Stadien des Wachsthums verglichen werden, so sieht man, dass das ganze ein Blüthenspross ist, an welchem die Ranke die Hauptachse darstellt, während die Blüthen Seitenzweige derselben, nahe an der Basis sind. Die vierte Knospe ist eine Beiknospe und steht dem Stengel am nächsten. Der Spross ist manchmal in eine Ranke vollständig metamorphosirt, d. h. es sind keine Blüthen entwickelt. Die Entwickelung bei *Disemma Tacsonia* und *Murucuia* ist wesentlich dieselbe.

Bei *Modicca* zeigte die Metamorphose eine grössere Mannigfaltigkeit. Die Seitensprosse sind nicht basal, sondern sie werden durch das Wachsthum der Achse mit hinaufgetragen. Sie bringen Nebenzweiglein hervor oder nicht. Manchmal tragen alle die Zweige Blüthen oder die zwei ersten Nebenzweiglein an den Seitensprossen können in kleine Ranken verwandelt werden, während die anderen Theile sich zu Blüthen entwickeln, oder die Blüthenbildung kann ganz und gar ausbleiben. Die Hauptachse erstreckt sich dann als eine lange fadenförmige Ranke, die auf der unteren Seite reizbar ist, während die verzweigten oder einfachen Seitensprosse — den Blüthen bei *Passiflora* entsprechend — anschwellen oder am Gipfel spindelförmig werden, sich zurückbiegen und viel geringere Reizbarkeit zeigen als die Hauptachse. Nur bei dieser einen Gattung der Familie begegneten uns,

---

1) Siehe: Eichler's Blüthendiagramme S. 375. — Warming, Forgreningsforhold hos Faverogamerne. — Nägeli und Schwendener, „Das Mikroskop" S. 605. — Nydler, Flora 1859 S. 372. — Dingler, Der Aufbau des Weinstockes, Engler's Jahrb. 1885, VI, 3.

2) Siehe Dutaille, Recherches Anatomiques et organogeniques sur les Cucurbitacées et les Passiflorées. Pringsheim Jahrb. XXV. Heft 2.

wenn auch selten, ähnliche Uebergangsformen zwischen Ranke und Inflorescenz, wie sie bei *Vitis* häufig sind.

Bei *Ceratoscyos* ist die Hauptachse des Sprosses zweimal oder mehrmals verzweigt und trägt Blüthen, oder functionirt wie eine Ranke.

Bei *Ophiocaulon* scheint die lange fadenähnliche, meistens einfache Ranke auf der Basis des Blüthensprosses zu entstehen. In Wirklichkeit ist sie die Hauptachse, die durch das viel stärkere, nachherige Wachsthum dieses Seitensprosses übertroffen wird.

Bei *Malesherbia, Gymnopleura* und *Physena* (?) fehlen die Ranken gänzlich.

Serjania.[1]) Wie bei den Passifloreen, so ist auch hier der Blüthenspross unzweifelhaft der Ursprung der Ranken, der in derselben Art und Weise aus der Blattachse entspringt, in der auch eine Beiknospe hervorgebracht wird. Aber hier ist die Metamorphose umgekehrt; denn die zwei ersten Seitensprosse, welche bei den Passifloreen Blüthen hervorbringen, werden hier in Ranken verwandelt, während die Hauptachse, welche bei *Passiflora* die Ranke bildet, hier die Blüthen trägt. Die Ranken bei *Serjania* sind zwei lange, dünne und gleichförmige Arme, in deren Winkel sich eine Knospe, die gewöhnlich sehr klein ist, befindet. Die Arme heben sich in der Achsel kleiner schuppenähnlicher Blätter empor. Sie sind biegsam und spitzzulaufend; zuerst strecken sie sich parallel empor, aber bald biegen sie sich an beiden Seiten des Sprosses zurück. Das ganze Organ ist reizbar, schlingt sich um eine Stütze oder rollt sich in Ermanglung einer solchen spiralförmig zusammen. In der That haben wir hier eine Ranke, die von der Basis bis zum Gipfel die Eigenschaften jenes Organs zeigt. Jedoch wird ihr Hauptcharakter als Inflorescenz nicht nur durch eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung klar gemacht, sondern auch bewiesen durch die Thatsache, dass die oben erwähnte Knospe zwischen den beiden Armen, die bisweilen ein kaum sichtbarer Punkt ist, gewöhnlich zur Inflorescenz der Pflanze auswächst. Dies lässt sich am überzeugendsten in der nahe verwandten Gattung *Cardiospermum* (z. B. bei *C. halicacabum* und *hirsutum*) sehen. Hier werden Ranken entwickelt, die

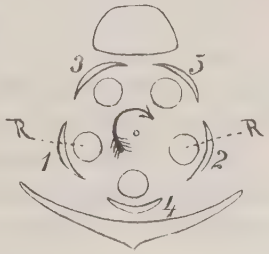

Fig. 4.
Serjania grammatophora.

1) Radlkofer, Monographie der Sapindaceengattung Serjania.

mit denjenigen der *Serjania* identisch sind, aber es zeigen sich hier an derselben Pflanze alle Uebergangsstufen.

Die Anordnung der Teile in dem Blüthenspross bei *Serjania* sieht man in der Abbildung (Fig. 4), wo die erste und zweite Knospe der Inflorescenz, die von einander durch einen Winkel von 144° getrennt sind, sich zu Ranken entwickeln, während die dritte, vierte, fünfte u. s. w. entweder in $^2/_5$ Divergenz an der verlängerten Achse erscheinen oder zu der kleinen Knospe zwischen den wachsenden Rankenarmen verkümmert sind. In ihrem frühen Stadium haben diese Arme eine abgeplattete Form, und auf dem Querschnitt zeigen sie die typische Sprossanordnung der Zellen. Ihre Spitzen zeigen in einzelnen Fällen die Anlagen von Blättern. In Fig. 5, dem Längsschnitt durch die Blattachse und den Spross von *S. grammatophora* stellt *K* den rudimentären Hauptspross, *R* eine der beiden Ranken, *B* ein Blatt, *S* den Hauptstamm, *AK* die Beiknospe dar.

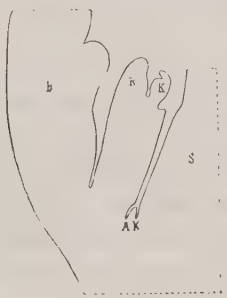

Fig. 5.
Serjania grammatophora.

Die Ranken von *Bauhinia* unterscheiden sich von denjenigen, die wir eben erwähnt haben, dadurch, dass sie mehr abgeplattet, gedrungener und weniger reizbar sind und sich uhrfederförmig an der Basis des axillären Sprosses zusammenrollen. Wie bei *Serjania* sind sie die zwei ersten Zweige dieses Sprosses, der jedoch sich nicht zu einer Inflorescenz, sondern zu einem Laubspross entwickelt, oder wie bei Serjania oberhalb der Rankenarme ganz verkümmern kann. (Siehe Müller, Journal Linn. Soc. S. 345. Urban, Deutsch. Botan. Gesellsch. 1885 S. 81.)

Die Gipfel von diesen wachsenden Ranken zeigen einen unverkennbaren Vegetationspunkt und, wenn auch selten, die rudimentären Anfänge von Blättern. Sie sind unverzweigt.

Metamorphose von Sprossen zu Dornen.

Entsprechend der grossen biologischen Bedeutung der Dornen für das Pflanzenleben finden wir nicht nur eine grosse Mannigfaltigkeit an Grösse, Form und Dauerhaftigkeit dieser Gebilde, sondern wir sehen auch, dass total verschiedene Organe durch Metamorphose zu Dornen umgebildet werden können. Wir haben es hier mit solchen Dornen zu thun, die aus Sprossanlangen hervorgehen. Der typische

Dorn ist niemals nur ein modificirter Spross, er ist so weitgehend verändert, dass die Eigenschaften, welche den Spross charakterisiren, nicht mehr erkennbar sind, so dass die Bezeichnung des Gebildes als modificirter Spross nunmehr entschieden falsch ist. Denn ein Spross muss doch wohl wenigstens die Fähigkeit haben zu sprossen. Dem Dorn fehlt aber diese Eigenschaft. In seinem vollständigen und typischen Zustande hat er wohl eine hohe Bedeutung für das Pflanzenleben angenommen, aber sein Wesen ist in morphologischer und biologischer Beziehung ganz anders als das des Sprosses. Wir finden bei der anatomischen Untersuchung, dass der Dorn dem normalen Spross nur entfernt ähnlich ist. Wenn wir seine Entwickelung verfolgen, so sehen wir die Art und Weise wie dies zu Stande kommt.

Sideroxylon spinosum kann als Beispiel dafür genommen werden. Die Dornen sind axillar, dick, sehr spitz zulaufend und von äusserster Härte. In ihrer frühesten Gestalt als Axillarknospen ist kein merklicher Unterschied zwischen ihnen und dem normalen Sprossen zu entdecken. Ihr Wachsthum beginnt erst, wenn sie um 6—15 Knoten von der Vegetationsspitze entfernt sind. Ein oder zwei basiläre Kurztriebe bilden sich früh, und dann verlängert sich der Dorn rasch. Noch schneller als das Wachsthums vollzieht sich die sklerenchymatische Verhärtung des Gewebes. Querschnitte eines noch jungen Dornes zeigen nach aussen eine einfache Reihe von nicht besonders dicker Epidermis, dann eine schmale Schicht von chlorophylltragendem Parenchym; innerhalb dieser Schicht befindet sich ein breiterer Gürtel von starkem Collenchym, worauf ein Ring von ungeheuer verdickten Sklerenchymzellen, in welchen die Gefässbündel eingebettet sind, folgt, und in der Mitte ist das Mark. So wie der Spross wächst, herrscht das Sklerenchym verhältnissmässig immer mehr vor, dann wird das Mark verdrängt und verschwindet und wir haben schliesslich eine feste Masse von Sklerenchym, der die zusammengedrückten Reste der Gefässe enthält, und den eine einfache Schicht von Epidermzellen umgibt. Das Aufhören des Wachsthums rührt thatsächlich ganz und gar von diesem Verdrängen der anderen Gewebe durch das Sklerenchym her, da schliesslich das Mark, Parenchym, Gefässbündel etc. verschwunden sind und der sehr kleine Vegetationspunkt, der von der Pflanze abgeschnitten wird, im Verschwinden begriffen ist.

In diesem Stadium ist der Dorn kein todtes Anhängsel der Pflanze; er lebt ebenso wie der Stengel und das ausgewachsene Blatt leben, aber er hat aufgehört zu sprossen oder überhaupt ein Spross zu sein; er ist in einem Dorn metamorphosirt. Wir sehen hier 1. die Voll-

ständigkeit der Verwandlung, wenn wir uns merken, dass der Dorn nur in zwei oberflächlichen Punkten seine Aehnlichkeit mit dem Sprosse behalten hat, nämlich, der Dorn ist wie der Spross cylindrisch und steht in der Achse eines Blattes.

Wir sehen auch 2. das allmähliche Fortschreiten der Metamorphose, wenn wir die erste Anlage der beiden vergleichen und beobachten, wie beim Wachsen die eine unmerklich in die andere übergeht. Dafür können wir kein besseres Beispiel anführen als die Hecken von *Crataegus oxycantha,* welche, wenn sie früh im Juni verschnitten werden, ein äusserst rasches Wachsthum haben. Ich beobachtete auf einer solchen Hecke im Isarthal alle möglichen Stufengänge von einem blattlosen Dorn bis zu einem Dornspross, an welchem die untersten Blätter vollkommen waren, die darüber stehenden kleiner und mehr verkümmert, dann blosse Schuppen und schliesslich der ganze blattlose Gipfel. *Calycotoma spinosa* zeigte auch Uebergänge aller Arten, besonders der Verkümmerung von Blätter und Seitensprossen. Querschnitte zeigen denselben Vorgang der Verdrängung der übrigen Gewebe durch Sklerenchym wie bei *Sideroxylon*, aber die Entwickelung dieses Processes ist etwas complicirter. Wenn die Querschnitte an der Basis gemacht werden, zeigen sie 6—10 kleine Sklerenchymtheile neben der Epidermis, die mit grossen Theilen von Chlorophyllparenchym abwechseln, dann Sklerenchym, worauf die Gefässbündel folgen, und schliesslich das Mark. Der innere Ring von Sklerenchym nimmt fortwährend zu, bis am Gipfel alle anderen Gewebe verschwinden. Die Untersuchung der Metamorphose des Sprosses in Dornen bei *Lycium barbarum, Ulex europaeus, Elaeagnus umbellatus, Prunus spinosa, Colletia spinosa, Gleditschia sinensis* und *triacanthos, Genista ferox, Pyracantha* etc. ergibt dieselben Resultate.

Man kann auf dreierlei Weise den Gang der Metamorphose verfolgen, 1. indem man die Entwickelungsgeschichte eines Dornes durch alle Stadien verfolgt, 2. indem man die Uebergangsformen zwischen Sprossen und Dornen betrachtet, und 3. indem man aufeinanderfolgende Querschnitte eines in der Metamorphose begriffenen Organes anatomisch vergleicht.

In allen diesen Fällen schreitet der Vorgang der Wandlung unmerklich stufenweise fort.

Eine Reihe von Versuchen parallel mit denjenigen, die M. A. Lothelier in der Revue de Botanique (1893 Tome 5) veröffentlichte, wurden gemacht, um festzustellen in wie weit die Dornmetamorphose von der Feuchtigkeit der Luft abhängig ist. Die Ergebnisse

waren nicht so auffallend, wie diejenigen, welche in dem oben erwähnten Artikel aufgezeichnet sind. Obwohl, wie zu erwarten war, in einzelnen Fällen sich eine Reduction in der Grösse sowohl wie in der Dichtheit der Dornen ergab, wurde deren Formation doch nicht gänzlich verhindert, und die einzige Folgerung, welche mit Sicherheit gezogen werden kann, ist die, dass die Metamorphose von Sprossen in Dornen nicht einfach als eine directe Folge der Trockenheit anzusehen ist.

Blattmetamorphosen.

Die unendlich grosse Mannigfaltigkeit von Blattarten deutet darauf hin, dass das Blatt den veränderlichsten Theil der Pflanze bildet. Während Stengel, Wurzel, selbst Blüthe und Frucht eine gewisse schwer zu ändernde Beständigkeit zeigen, geben die Blätter jedem Einflusse nach. Wärme, Licht, Feuchtigkeit, Mangel oder Ueberfluss an Nahrung oder Veränderung derselben ruft durchgreifende Wirkungen hervor. Es ist daher nicht befremdend, dass wir hier die zahlreichsten Beispiele der Metamorphose vorfinden. Wir werden hier aus der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen nur so viele Beispiele herausgreifen, als genügen, um den Vorgang klar und deutlich zu machen.

1. Die Metamorphose des Laubblattes in Schuppen. Es ist klar, dass nicht alle sogenannten Schuppen eine vollkommene Metamorphose darstellen, denn die beiden gehen durch so viele vermittelnde Stufen in einander über, dass viele „Schuppen" mehr oder minder nur modificirte Blätter genannt werden können. Wenn aber die echte Blattform und die Blattfunction gänzlich fehlen, so sind wir berechtigt, die Schuppe als eine vollkommene Matamorphose zu betrachten.

Westermaier aber sagt (Kritische Besprechung über „Kausale Auffassung" und „Metamorphose" S. 340): „Denn um sagen zu können, dass aus einer Laubblattanlage durch concrete Veränderung ein Schuppenblatt wird, muss man die Laubblattanlage als solche (nicht erst im fertigen Zustand einer Knospenschuppe) gesehen haben"; und ferner: „Der Nachweis einer realen Metamorphose muss naturgemäss ein entwickelungsgeschichtlicher sein, nicht construirt aus Betrachtung fertiger Zustände." Nicht nur ist es nöthig, wie schon oben erklärt, dass „man die Laubblattanlage als solche gesehen haben müsse", sondern man darf auch das Gesetz der Entwickelung jener Anlage nicht vergessen,[1]) d. h. das erste Anzeichen von Blatt, welches

1) Siehe Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeit., 1880, p. 754 etc.

uns begegnet, ist eine kleine Wölbung auf dem Vegetationspunkt und der früheste Unterschied zwischen den künftigen Theilen des Blattes ist das Erscheinen der Lamina. An der Basis des Letzteren befindet sich der Blattgrund, während der Stiel in allen Fällen (ausser Gefässkryptogamen u. s. w.) eine viel spätere Bildung ist. (Siehe Prantl, „Studien über Wachsthum der Laubblätter“.) Denn nach dem Gesetz von Blattwachsthum werden wir nicht erwarten zu finden, dass die Theile, welche ein ausgewachsenes Blatt charakterisiren, sich durch Metamorphose ändern, sondern nur solche Theile, welche bei dem frühesten Stadium des Blattes vorhanden sind, nämlich die Lamina und der Blattgrund. Wenn wir also dies nicht vergessen, so ist es möglich die Metamorphose in der Art und Weise zu bestätigen, wie es der oben erwähnte Verfasser verlangt. Zum Beispiel befindet sich am unteren Theile der Inflorescenz von *aesculus macrostachya* eine Serie, die mit einer vollkommenen Schuppe beginnt, und mit einer kleinen, aber vollkommenen fünfgefiederten Lamina endet. Wenn wir nun diese Formen entwickelungsgeschichtlich untersuchen, so sehen wir, dass eine jede mit der kleinen Lamina beginnt, die eine aber entwickelt sich zu einem vollkommenen Blättchen, eine andere zu einer Schuppe, und nicht nur das, sondern zwischen diesen entwickeln sich andere wieder aus derselben ursprünglichen Form zu jeder erdenklichen Uebergangsstufe zwischen den beiden. Um noch einen weiteren Schritt zu thun: Wenn zur rechten Zeit, wie Goebel nachgewiesen hat (Vergleich. Entwickel. S. 246) ein Impuls zum Wachsthum (bei *Prunus Padus*) gegeben wird, dann entwickeln sich die Anlagen alle zu Laubblättern.

Dasselbe Experiment wurde mit *Ligustrum vulgare* gemacht:

Am 2. Juni als die Knospenschuppen völlig ausgebildet, aber noch grün waren, wurden die Blätter und der Hauptspross weggeschnitten. Am 16. Juni hatten die vormaligen Schuppen schon jede Aehnlichkeit mit Schuppen verloren und waren zum Theile als Blätter gewachsen. Am 25. hatten sie ihre vollständige Grösse und Normalform erreicht.

Auf den Ranken der Ampelideen finden wir sehr kleine, gelbe, papierartige Schuppen. Blätter sind sie in keinem Sinne des Wortes; doch sind sie die Ergebnisse der Blattmetamorphose, und wenn dieser Vorgang umgeändert wird, gehen sie wieder allmählich in die Form typischer Blätter über. Diese Rückbildung ist durch die beifolgende Abbildung (Fig. 6 a bis m) illustrirt, deren Originale auf den Ranken einer einzigen Weinrebe gefunden wurden. Ebenso finden wir den-

selben radikalen Vorgang auf vielen Rhizomen, wo die Blattform und Function gänzlich verschwunden sind und die Bedeutung der aus den Blattanlagen hervorgegangenen Organe nur darin besteht, dass sie die Knospe in ihrer Achsel decken. Bei den Phyllocladienpflanzen hat der schuppenförmige Vertreter des Blattes seine eigentliche Function gänzlich verloren. Er kann die Blattfunction ebenso wenig verrichten als wenn er ein Trichom wäre. Auch die Gattung *Veronica* bietet einige lehrreiche Beispiele der Blattmetamorphose. Bei *V. cupressoides* [1]) sind die Blattstiele an den unteren Theilen des Stammes ganz und gar unentwickelt; die Lamina indessen hat sich zu einem dicken schuppenförmigen Körper erweitert. Am Stengel weiter hinauf verlängert sich der Blattstiel und bildet mit der Lamina ein spatelförmiges Blatt. Bei *V. lycopodioides* wird dasselbe biologische Ziel, nämlich die Verminderung der Verdunstung, in anderer Art und Weise erreicht. Die Lamina wird

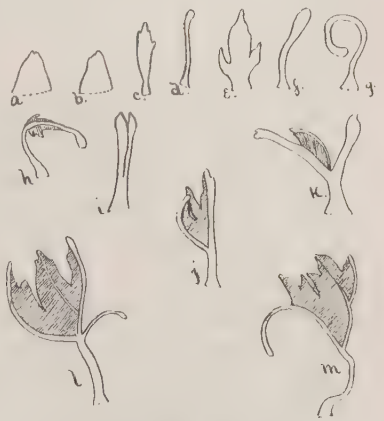

Fig. 6.
Rankenschuppen von Vitis sp.?

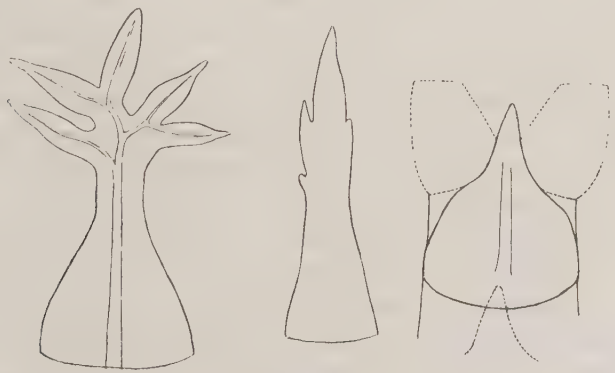

Fig. 7.
Veronica lycopodioides.

zu einer blossen Spitze oben auf dem Blattgrund, der sich erweitert und zu einer harten muschelförmigen Schuppe verdichtet, die sich

1) Siehe Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen S. 19.

dicht an den Stengel andrückt. Die Schuppen ordnen sich in vier Reihen und verleihen auf diese Weise den Zweigen die Form eines Prismas (Fig. 7). Später aber entwickelt sich die Lamina immer mehr, bis wir zu den gefiederten Blättern kommen, welche beinahe dieselbe Grösse haben wie die von *V. cupressoides*. Wenn wir jetzt zu *V. tetrasticha* übergehen so finden wir, dass alle Unterschiede zwischen Lamina und Blattstiel verloren gegangen sind; die Blätter sind vollständig verändert indem diejenigen, die sich an entgegengesetzten Seiten des Stengels befinden, durch ihre Ränder vereint sind, d. h. sie sind durchwachsen, so dass die zusammenhängenden Paare vom Stengel als fleischige kahnförmige Körper abgezogen werden können. Doch ist die Metamorphose hier nicht vollständig, indem die schuppenartigen Körper wie Blätter functioniren. Das obige kann man als eine Bestätigung der allgemeinen Regel betrachten, welche Goebel erwähnt hat, nämlich dass Schuppen, die aus gefiederten Blättern gebildet sind, den Blattgrund darstellen, während die aus ungefiederten Blättern entstandenen die Lamina vertreten.

Phyllodien.[1])

Bei den phyllodientragenden Acacien herrscht eine grosse Uebereinstimmung in der Entwickelung der Keimpflanzen. Alle beginnen mit den typischen einfach oder zweifach gefiederten Blättern, welche dann nach und nach zu Phyllodien metamorphosirt werden, und zwar durch Reduction der Lamina und durch einen die organische Verrichtungen betreffenden Ersatz des Blattstiels durch einen verticalen Auswuchs. In keinem Falle fehlt in der Wirklichkeit Stiel oder Lamina; der erstere aber übernimmt nach und nach die organischen Verrichtungen der letzteren, bis schliesslich das Phyllodium eine breite, dünne, blattartige Form angenommen hat und die überflüssig gewordene Lamina zu einem winzigen Blatte, das auf dem Gipfel des Stieles ruht, zusammengeschrumpft ist. Der durch diesen Austausch gewonnene biologische Vortheil — die Reduction der Verdunstung und Lichtwirkung — findet eine interessante Bestätigung in der von Stahl erwähnten Thatsache („Einfluss des sonnigen und schattigen Standorts" S. 28), dass in beschatteten und feuchten Plätzen Pflanzen ihren ursprünglichen Zustand wieder herzustellen suchen, indem sie ihre Phyllodien gegen das Licht wenden. Dass die Phyllodien, eine nicht extreme, doch nichtsdestoweniger eine reale Metamorphose zeigen, erhellt deutlich, wenn wir uns daran erinnern, dass wir es hier mit

1) Bentham u. Müller, Flora australiensis II. S. 319 u. s. w.

einem Falle zu thun haben, wo ein Pflanzentheil sowohl eine Form wie eine Function, die ihm unter normalen Umständen nicht zukommen, annimmt. Obwohl der Stiel morphologisch ein Theil des Blattes ist, so ist er doch im Allgemeinen nichts mehr als der dünne, biegsame Träger der assimilirenden Blattfläche, der Lamina. Wie der Spross, kann auch der Blattstiel mit Stomata versehen sein, und Zellen, die reich an Chlorophyll sind, haben; aber sein Antheil an der assimilirenden Thätigkeit der Pflanze ist mehr zufällig und unbedeutend, so dass man ihn nicht als eine wesentliche Function ansehen kann.

Die letztere besteht vielmehr nur darin, dass er die Lamina in ihre günstige Lichtlage bringt und die Bahn für die Zu- und Ableitung der Stoffe darstellt.

Bei den Phyllodien hat er aber nicht nur seine Form so geändert, dass er von dem ungeübten Auge nicht zu erkennen ist, sondern er hat die Function eines Assimilationsorganes angenommen, welche er im typischen Falle nicht verrichtet. Ontogenetisch ein Blattstiel, ist er physiologisch eine Lamina geworden. Um zu einem richtigen Verständniss dieser Verwandlungen zu gelangen, wird es nöthig sein, deren früheste Entwickelungsgeschichte zu untersuchen, besonders betreffs der Frage, ob alle Theile des Blattes, sowohl Blattstiel als Blattspreite in die Metamorphose eintreten oder nicht. Dieser Punkt fordert unsere Aufmerksamkeit, weil man im Allgemeinen meint, dass bei den Phyllodien die Lamina vollständig fehle. (Siehe Hildebrand, Flora 1875 S. 372; Frank, Lehrbuch II S. 260; Hofmeister, Morph. 546.) Ohne Zweifel ist dieser Irrthum daraus entstanden, dass die gipfelständige Blattfläche so sehr verkleinert ist, dass man es sehr leicht für den Gipfel der Rachis halten kann. Dass dieselbe in der That stets vorhanden ist, hat Goebel hervorgehoben (Vergleichende Entwickelungsgesch. p. 241). Manchmal hat das einfach gefiederte Niederblatt ein unpaariges Endblättchen, wie man bei *A. verticillata* selten, bei *A. albida, flexicaulis* und *trinervata* häufiger sehen kann; und wenn wir die anderen Leguminosen vergleichen, so sehen wir, dass dieser verkannte Gipfel der ein- und zweifach gefiederten Acacien ein Endblättchen ist. Jeder Zweifel indessen wird beseitigt, wenn wir die erste Anlage am Vegetationspunkt sorgfältig untersuchen; denn wir finden, dass ohne Ausnahme zuerst das Spitzchen angelegt wird, unter dem sich später in basipetaler Ordnung der Blattstiel entwickelt.

Es ist dabei gleichgiltig, ob das Blatt bestimmt ist, die gefiederte oder die phyllodiale Form anzunehmen. Zu dem Studium dieses Vor-

gangs der Metamorphose wurden 256 Species untersucht, von denen 84 Phyllodien trugen; unter diesen wurden 19 Species, die für beide Wuchsarten typisch waren, hinsichtlich ihrer Entwickelungsgeschichte sorgfältig geprüft. Eine Zusammenfassung aller Ergebnisse dieser Forschungen würde zu viel Raum erfordern, indess wird es doch von Nutzen sein, ein paar Beispiele näher in's Auge zu fassen.

A. calamifolia hat lineare Phyllodien, welche, wenn sie ausgewachsen sind, 10—12 cm lang und nicht mehr als 1,5 mm breit sind. Auf deren

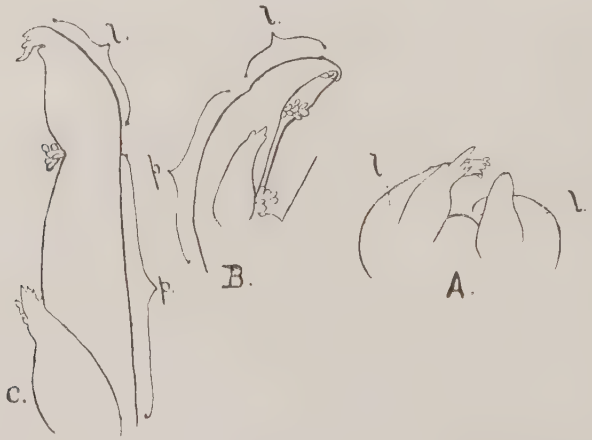

Fig. 8.
Acacia calamifolia.

Gipfel befindet sich ein ganz kleines Blatt, das das Aussehen von wenig mehr als von einer Schuppe hat. Aber selbst hier ist sein wahrer Charakter nicht unentdeckbar, und wenn man den Vegetationspunkt untersucht, sieht man unverkennbar, dass es eine Lamina ist. Ein Blick auf beifolgende Figur macht das deutlich (Fig. 8); rechts von dem Vegetationspunkt *A* sieht man ein sehr junges Blatt mit Nebenblättern, und links eines, das etwas älter ist. Der Stiel, d. h. das Phyllodium, hat mit seinem Wachsthum noch nicht begonnen. In *B* aber sehen wir diesen Vorgang. Darüber ist die Lamina *(l)*. An der Blattbasis stehen Nebenblätter und ein Drüsenbüschel und wo sich die Lamina an den Stiel anschliesst, ist noch ein Drüsenbüschel vorhanden. In *C* beginnt das Phyllodium *(p)* sein Flächenwachsthum (in dieser Species sehr gering), während die Lamina zu wachsen aufgehört hat. Auf dieser Stufe ist der Contrast zwischen dem ausgewachsenen Gewebe der concaven Lamina, die reich an Chlorophyll

und mit Stomata reichlich versehen ist, und den fahlen dünnzelligen Phyllodien äusserst scharf bezeichnet. Von diesem Punkte an beschränkt sich die Verwandlung auf den Stiel, der, wenn er zu einem ausgewachsenen Phyllodium geworden ist, auf seinem zugespitzten Gipfel die sehr kleine und lose Lamina trägt. Bei allen anderen phyllodientragenden Acacien ist der Vorgang wesentlich derselbe, da die Abweichungen nur solche sind, welche durch Unterschiede der Länge, Breite und des Umrisses der ausgewachsenen Phyllodien bedingt sind. Ob wir also die langen fadenartigen Phyllodien einer *ephedroides, ericifolia, linifolia* etc., die grossen und breiten Formen der *pycnantha* oder *flavescens* (26 × 6 cm), die keilförmige *vomeriformis* und *cuneata*, oder die dornige *barbinervis, calamifolia, triptera* etc. untersuchen, so finden wir zuerst ein vollkommenes Auswachsen der Lamina, auf welches das Wachsthum und die Metamorphose des Stiels folgt. Eine interessante Abart dieser Metamorphose findet sich in einigen Species, wie *A. floribunda, uncinella* und *melanoxylon*, wo nicht nur der Blattstiel, sondern auch die Rachis des zusammengesetzten Blattes an der phyllodialen Verwandlung Theil nimmt. Bei *floribunda* ist die Rachis oft abgeplattet wie der Stiel, obgleich nicht so breit, und trägt auf ihrem inneren Rande 1 bis 12 gegenüber oder wechselweise gestellte Blättchen. Bei *uncinella* und *melanoxylon* findet derselbe Vorgang statt, ausgenommen, dass die Blätter zweifach gefiedert sind.

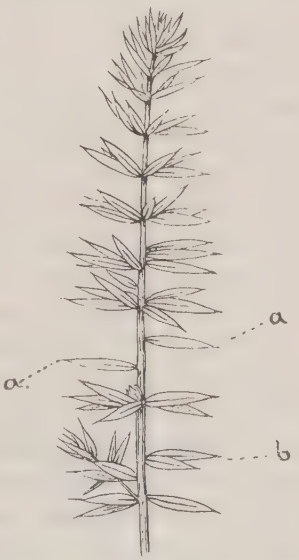

Fig. 9.
Acacia verticillata.

Unter den phyllodialen Acacien bietet *verticillata* (Fig. 9) gewisse Eigenthümlichkeiten, die eine kurze Erklärung erfordern. Hofmeister (Morphologie S. 525) sagt, dass „die Blattwirtel aus dem Blatt und seinen Nebenblättern entwickelt seien, und dass die letzteren später aufträten als die medianen Theile der betreffenden Blätter und in einer Reihenfolge sich ausbildeten, welche von den Seitenrändern des medianen Theils aus beiderseits um den Umfang des Stengels fortschreite". (Siehe auch Braun N. A. A. C. L. 15 S. 351.) Dies ist ein Irrthum, denn Thatsache ist, dass bei *A. verticillata* die Nebenblätter im Allgemeinen gänzlich fehlen, und nur am unteren

Theile solcher Phyllodien, die axilläre Knospen tragen, als kleine dornartige Auswüchse erscheinen.

Es würde eine grosse Ausnahme sein, wenn sich verticillate Nebenblätter in Phyllodien verwandelten, denn es ist eine Regel, dass bei den Acacien alle die phyllodientragenden Species entweder überaus kleine Nebenblätter haben, welche gewöhnlich abfallen, oder dass dieselben überhaupt fehlen; alle die gefiederten Species haben dagegen gewöhnlich gut ausgebildete Nebenblätter, die häufig eine kolossale Grösse erreichen. Ohne Zweifel gab die Abwesenheit der axillären Knospen nebst ihren Nebenblättern an der Basis von vielen Phyllodien bei *verticillata* Anlass zur obigen Hypothese. Aber diese beiden Bedingungen findet man so häufig bei anderen Acacien, wo der Blattursprung der Phyllodien ganz klar ist, dass dieser Umstand ganz und gar ohne Wichtigkeit ist. So z. B. bei *juniperina* sind einige der axillären Knospen kräftig entwickelt, andere so verkümmert, dass nur eine geringe Spur ihrer Gegenwart bei Verticalschnitten durch den Blattwinkel sichtbar ist, und bei *vomeriformis* fehlt sehr oft jede Spur der axillären Knospe, und zwar an Phyllodien, deren Blattursprung klar ist, da sie von kleinen Nebenblättern begleitet sind. Das Fehlen der Nebenblätter ist ebenfalls ein überaus häufiger Vorgang. Bei *pravissima, acanthophora, dodonaefolia* etc. sind sie beinahe verkümmert; bei *nodiflora, spinosissima, ulicina, erinacea* etc. sind sie es ganz und gar. Es fehlt aber nicht an Beispielen, wo *verticillata* unten an jedem Phyllodium Nebenblätter aufzuweisen hat. Zwei Exemplare aus Tasmanien in dem Münchener Herbarium zeigten dies sehr deutlich, wie auch eine von Salisbury im Jahre 1826 sorgfältig gemachte Zeichnung der Species.

Schliesslich stehen die Phyllodien, welche Hofmeister für Nebenblätter hält, in einem solchen regellosen Verhältnisse zu den anderen, welche offenbar Blätter sind, dass die Theorie ganz unglaublich erscheint. Häufig befinden sie sich allein oder paarweise (Fig. 9 *a*, *b*) oder in Gruppen von 1—5 geordnet nur auf einer Seite der Phyllodien mit Achselkospen. Kurz, wir haben bei *verticillata* eine kurze unregelmässige spiralförmige Blattstellung, die gewöhnlich in Wirtel übergeht, in denen in annähernd regelmässigen Abständen, etwa $^2/_{15}$, eine axilläre Knospe nebst Nebenblättern entwickelt wird, und die Phyllodien, welche axilläre Knospen und Nebenblätter haben, erscheinen früher als die, welche ohne Achselknospe sind. Bei den Phyllodien der *Acacia* haben wir in der allmählichen Reduction der Lamina sowohl wie in der Entwickelung des Blattstieles durch alle

Stufen des Keimlings, wie auch in der Entwickelungsgeschichte und in vollständigem Auswuchs von jedem Phyllodium eine ununterbrochene Uebergangsserie von dem vollkommenen gefiederten Blatte bis zu den vollkommenen Phyllodien, so dass, wenn dieser Erscheinung die Bezeichnung „Metamorphose" abgesprochen wird, oder wenn man ihre Realität in Frage stellt, dieses Wort keine verständige Bedeutung mehr hat und ein neues an seiner Stelle eingesetzt werden muss. In sehr enger Verbindung mit den Acacienphyllodien steht von einem biologischen Standpunkte aus der merkwürdige Fall von *Rubus australis*. (Fig. 10 und 11.)

Das Typusblatt der Gattung kann man als dreitheilig, wie bei *R. odoratus*, oder höchstens als dreifach geschnitten, wie bei *R. triflorus*, *R. fruticosa* etc., bezeichnen. Die Blattstiele sind verschieden nach der Länge, aber die Stiele der Blättchen sind gleichmässig kurz. Bei der Gattung, die uns vorliegt und an der im Keimlingstadium normale Blätter auftreten, sind aber später die Blattstiele sehr lang und die Arme der dünnen Blättchen — die Rippen des Typusblattes — so sehr unregelmässig ausgedehnt (7 bis 8 cm), dass sie der Länge des Hauptblattstieles gleich kommen oder sogar dieselbe übertreffen. Sie haben eine dichte Epidermis, mit hakigen Stacheln bedeckt, und eine Furche auf der oberen Seite (Fig. 11 *a* = Arme, *s* = Blattstiel).

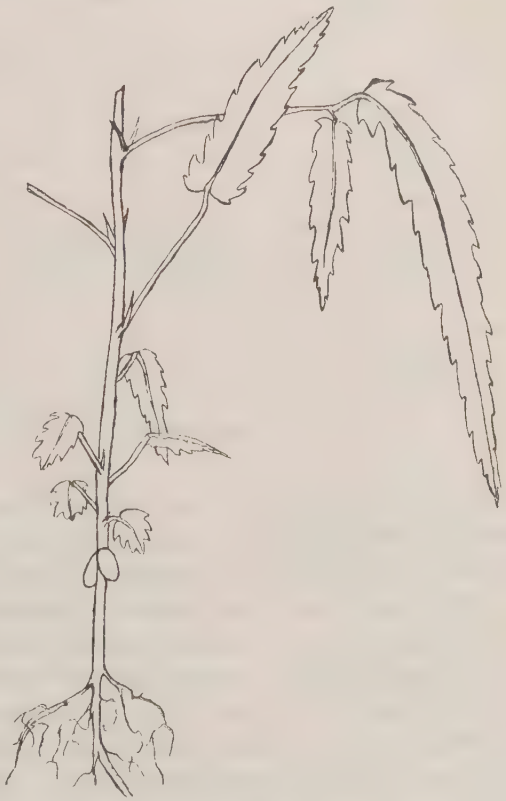

Fig. 10.
Rubus australis var. cissoides.

Die Blättchen, mit denen sie endigen, sind mit dem Stiel verbunden durch ein dünnhäutiges elastisches Gelenk und so sehr klein, dass sie als Assimilationsorgane den Anforderungen der Pflanze gar nicht genügen können. Man kann sagen, dass die drei langen Arme

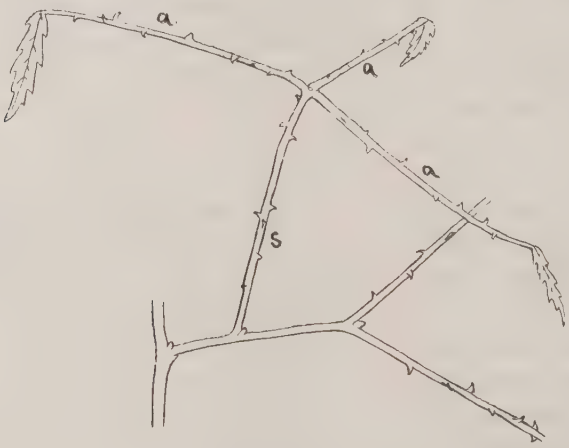

Fig. 11.
Rubus australis var. cissoides.

eine Art von Phyllodium ausmachen, nur dass es in diesem Falle nicht der Blattstiel, sondern die zur Lamina gehörenden Stiele der Blättchen sind, welche die unregelmässige Form angenommen haben.

Ein Querschnitt von diesen phyllodialen Armen zeigt ihre feine Anpassung an die trockenen Standorte, an denen die Pflanze heimisch ist. Ausgerüstet mit einer dichten Epidermis und drei Schichten von Palissadenzellen sind sie mit eingesenkten Stomata reichlich versehen und die Zellen sind reich an Chlorophyll. Die analogen Fälle von Phyllocladiumformation bei *Ruscus, Semale, Xylophila, Phyllanthus* etc. als Beispiele der Metamorphose sind schon so erschöpfend erörtert worden, so dass wir hier keine weiteren Bemerkungen darüber zu machen brauchen, als den Leser auf den endgültigen Artikel von Čelakowsky (Ueber die Kladodien der Asparageen) aufmerksam zu machen und aus diesem Werke folgenden Satz anzuführen: „Es kann somit ein Kaulom nicht nur die äussere Form, sondern auch die anatomische Struktur eines Blattes annehmen". Wir werden noch auf diese Form bei der Erörterung der Metamorphose von Blättern zu Schuppen zurückkommen.

Blattdornen.

Die nämlichen biologischen Zwecke, zu welchen Sprossdornen dienen, werden durch diejenigen Dornen erreicht, welche das Ergebniss einer Blattmetamorphose sind. So sind z. B. bei vielen Berberideen, Aurantaceen, Cactaceen, Euphorbiaceen etc. Blätter in einen Dorn verwandelt; bei manchen Leguminoseen (z. B. *Robinia*, *Acacia*), bei einigen Rhamnaceen *(Paliurus)* machen die Nebenblätter dieselbe Metamorphose durch. Der Dorn bei Berberis vertritt das Tragblatt des Kurztriebes und zeigt jede Stufe von dem zuerst erzeugten Normalblatt durch Formen von 6, 5, 4, 3, 2 bis schliesslich zu einem einzelnen Dorn. Eine Untersuchung von allen diesen Formen zeigt eine Furche auf der unteren Seite, und Querschnitte beweisen, dass die Lamina sehr stark eingerollt und durch Ausbildung von Sklerenchym verstärkt ist, während das Parenchym immer mehr auf das Centrum beschränkt wird, indem die Verbindung nur durch schmale Spalten an den Rändern der Furche entlang, die sich auf der unteren Seite befindet, herangestellt wird. Und schliesslich verschwindet das Parenchym gänzlich. Das ganze Gewebe ist also nicht aus den Xylem- und Phloemtheilen zusammengesetzt, sondern es besteht nur aus dieser dichten Sklerenchymschicht. In Fig. 12 von *Berberis sinensis* ist das Verhältniss der Bestandtheile angegeben; s = Sklerenchym, p = Parenchym, x = Xylem, ph = Phloem, f = Furche auf der unteren Seite. Diese Tendenz der Einrollung der Blattränder und der darauffolgenden Verdichtung bei den Berberideen lässt sich beobachten, nicht nur bei Species mit sichtbaren Dornen, sondern auch bei solchen Blattformen wie Mahonia Epimedium etc.

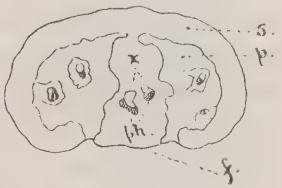

Fig. 12.
Berberis sinensis.

Die Entwickelungsgeschichte von diesen Dornen ergibt Thatsachen, welche mit denen, die unter Sprossmetamorphose aufgezeichnet sind, parallel laufen. Die Blätter werden ganz normal angelegt, die Dornverwandlung geht darnach in unmerklichen Stufen vor sich. Die erste Anzeige der Verwandlung ist darin zu sehen, dass die jungen Blätter oder Blattabtheilungen nur der Länge nach grösser werden. Die Geweben zeigen keine Modification und erst, nachdem der Dorn zum Theil gewachsen ist, tritt die Sklerenchymverhärtung ein. Auch die Dornen auf Paliurus beginnen als dünne blätterige normale Nebenblätter; aber bald werden sie lang, spitz zulaufend und cylindrisch

und bilden einen vollständigen Ring von dichtem Sklerenchym unter der Epidermis aus, innerhalb welchem sich Parenchym und ein einzelnes Gefässbündel befinden. Die zwei Nebenblätter entwickeln sich nicht gleich. Sie bilden zwei Reihen, eine auf der oberen, eine auf der unteren Seite der Stengel. Jene sind stets zweimal so lang und stark wie diese. Dieser interessante Fall der Anisophyllie steht wahrscheinlich in Beziehung zu dem grösseren Schutz, der von den Dornen auf der oberen Seite gewährt wird. Bei der Acacia finden sich die Nebenblätterdornen in allen Grössen von den beinahe unsichtbaren Dornen an der Basis der Phyllodien bei *pravissima, dodonaefolia* etc. bis zu den riesenhaften Dornen, welche auf *arabica, eburnea, Latronum, haematoxylon, jaquemonti, cortilis, seyal* etc. gefunden werden, eisenhart sind und eine Länge von 8 cm haben. Bei *A. cornigera* bilden sie ungeheure gebogene Hörner, die vielmal dicker sind als der Zweig, der sie trägt, und bei *A. cymbacantha* nehmen sie eine sonderbare Gestalt an, wie ein mit einem spitz zulaufenden Vordertheil versehenes Schiff.

Die Vorgänge der Entwickelung in allen diesen Fällen stimmen in jeder Einzelheit mit denjenigen der schon beschriebenen Fälle überein. In diesem Zusammenhang möchte ich gerne auf einige Cactaceen, besonders *Opuntia arborescens,*[1]) die Aufmerksamkeit lenken und einige Bemerkungen machen, die sich an die von Goebel über Peireskia gegebenen anschliessen.[2]) Unter normalen Umständen bringt die Mehrzahl der axillären Sprosse mehrere Jahre lang Dornen, aber keine Blätter hervor. Wenn aber der Hauptspross weggeschnitten wird, wachsen diese axillären Knospen in blatterzeugende Sprosse aus. Die Uebergänge sind bemerkenswerth. Allmählich nehmen die Dornen einen immer blattartigeren Charakter an, auf solche Weise, dass man an die Wirklichkeit der Metamorphose nicht zweifeln kann. Die ältesten sind unmodificirte Dornen. Dann kommen Dornen, deren Basen grün, weich und geschwollen sind. Später kommen diejenigen, deren Gipfel dornig sind, während der übrige Theil blattartig ist, und schliesslich Blätter, an denen keine Spur von Dorn zurückgeblieben ist. Die Gefässe halten Schritt mit dieser Wandlung. In den Dornen findet sich deren keine Spur. Sie erscheinen allmählich, indem sie das Blattgewebe durchdringen, wie es nach oben fortschreitet, und schliesslich die Spitze in dem voll-

1) Siehe: Beiträge zur Erkenntniss der Morphologie und Biologie der Cacteen von W. F. Ganong in „Flora“ 1894.

2) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen S. 73.

kommenen Blatte erreichen. Es ist nun zu merken, dass bei dieser Rückkehr zu der ursprünglichen Blattstruktur ein allmähliches Fortschreiten der Uebergangsform von der Basis bis zum Gipfel stattfindet. Ein jedes Organ beginnt als Dorn und geht, je nach seiner Stellung, mehr oder minder vollständig in ein Blatt über. Die Möglichkeit, dass irgend Jemand, der nicht durch eine Theorie voreingenommen ist, in diesem Vorgang etwas anderes als eine reale Metamorphose sehen kann, ist eine verschwindend kleine.

Blattranken.

Ein weiterer Vorgang der Blattmetamorphose ist die Rankenbildung. *Cobaea scandens*[1]) kann man als Beispiel nehmen. Die Ranken gehen aus den oberen Theilen eines zusammengesetzten Blattes hervor, dessen unterer Theil drei Paare von Blättchen trägt. Darwin („Climbing Plants"), der offenbar das unterste Paar für Nebenblätter hielt, sagt, es seien zwei Paar Blättchen vorhanden. Die Ranke ist zuletzt sehr verzweigt, indem eine jede kleine Abtheilung in ein Doppelhäkchen ausgeht; und in dieser Form haben die haarfeinen Verzweigungen keine Aehnlichkeit mit den Blättchen. In den früheren Entwickelungsstadien herrscht aber vollkommene Gleichförmigkeit, und erst nach allmählicher Verwandlung geht die Aehnlichkeit verloren. Dies kann man in Fig. 13 an einem sehr jungen Blatt sehen, wo *a, b, c* die Blättchen sind, und *R* die Ranke ist, die nahe bei ihrer Basis die Anlage zu ihrer ersten Theilung zeigt *x*. Dass dieses ganze Gebilde ein Blatt ist, kann man kaum in Frage stellen, besonders da dasselbe Ding sich weiter unten an der Pflanze öfters als typisches unmetamorphosirtes Blatt entwickelt. Jedoch ist der obere Theil dieses Blattes bestimmt, zu einer Ranke zu werden, welche durch wiederholte Verzweigung und fadenähnliche Ausdehnung die letzte Aehnlichkeit zu dem unteren Theile verliert, oder mit anderen Worten, die Ranke wird physiologisch sowohl wie morphologisch zu einem gänzlich verschiedenen Organ. Die Wandlung geht aber so

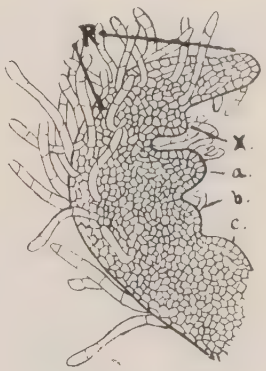

Fig. 13.
Cobaea scandens.

1) Vgl. Goebel, Vergl. Entwickelungsgesch. p. 431, wo die Entwickelung der Ranken und ihr Verhältniss zum Blatt dargelegt ist.

allmählich vor sich, dass Niemand die Grenze zwischen den aufeinanderfolgenden Stufen ziehen kann. Man vergleiche z. B. in der Figur 14 die Abbildung des ganzen Rankentheils. Bei einer späteren Stufe zeigen die wiederholten Abtheilungen immer wieder, nicht nur in ihrer allgemeinen Form, sondern auch in ihrer Wachsthumsweise reine Blattmerkmale.

Fig. 14.
Cobaea scandens.

Eine interessante Uebergangsform wurde auf dieser Pflanze gefunden, die werth ist, dass wir einen Augenblick dabei verweilen. Dieselbe ist in Figur 15 dargestellt, und war ein Zweig der Ranke. Das Aussehen indessen ist blattähnlich, aber der Blattstiel ist sowohl länger als auch viel dicker als gewöhnlich, und seine Verlängerung in der Lamina als Mittelrippe ist unverzweigt und gleichmässig breit bis gegen die Spitze hin. Die Lamina ist zu einem durchsichtigen Häutchen reducirt. Der Gipfel *(a)* aber ist dick und hart mit verlängerten Zellen, — kurzum, ein typisches Häkchen der Cobaearanke. Es bedarf nur einer kleinen Aenderung, um sie zu einem Normalblättchen zu machen, während eine ebenso kleine Aenderung sie in einen normalen Rankenzweig verwandeln würde. Es ist in der That einer jener Fälle, wo aus einem unbekannten Grunde die Verwandlung umgekehrt ist und ein Ergebniss erreicht wird, das wenig erfreulich sein muss für diejenigen, die es auf andere Weise zu erklären suchen, als durch reale Metamorphose. Die Anatomie der Ranken stimmt mit den nach ihrer Ontogenie gezogenen Schlüssen vollständig überein, sie zeigt nämlich, dass sie das Ergebniss der Blattmetamorphose sind. In der beigefügten Figur 16 haben wir einen Querschnitt durch eine Ranke *R* und einen Blattstiel *B*. Die vollkommene Uebereinstimmung ihrer betreffenden Gewebe liegt auf der Hand. Bei Eccremocarpus scaber

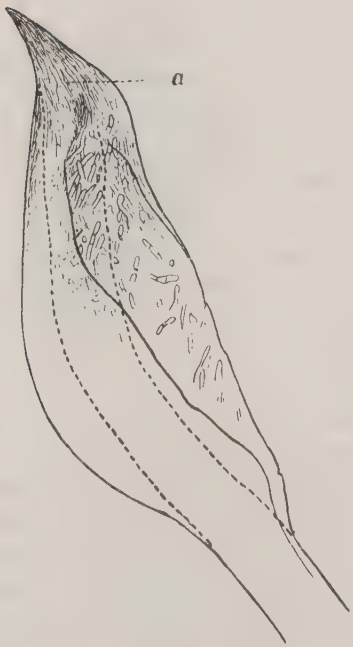

Fig. 15.
Cobaea scandens.

gehen die Ranken auch in ein zusammengesetztes Blatt aus, indem der untere Theil zwei Paar gefiederte Blättchen hat. Nur der Rankentheil zeigt Reizbarkeit. Er ist 6—8 Mal verzweigt und in lange fadenähnliche Abtheilungen gedehnt, und hört schliesslich auf, irgend

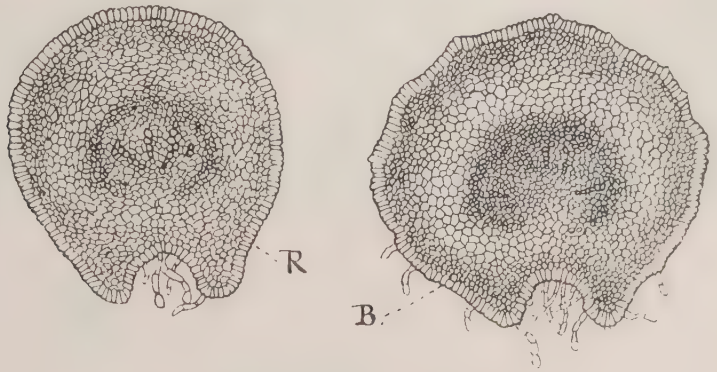

Fig. 16.
Cobaea scandens.

eine Spur von seinem Blattursprung zu zeigen. Aber das embryonale Stadium zeigt deutlich, dass er beginnt wie die anderen Blatttheile und nach und nach aufhört ihnen zu gleichen. Drei Stufen aus der

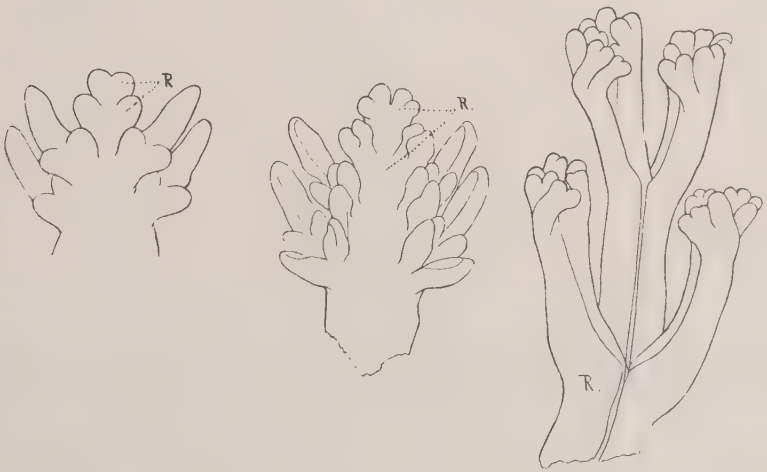

Fig. 17.
Eccremocarpus scaber.

Entwickelung der ganzen Lamina, die Ranke inbegriffen, sind in beifolgender Figur 17 dargestellt. Das erste Auftreten der Ranke *(R)*

entspricht, wie man hier sehen kann, ganz genau demjenigen der Blättchen, und selbst nach wiederholter Verzweigung werden die Abtheilungen immer wieder nach demselben Muster gebildet; sie werden etwas concav abgeplattet und in jedem Punkt der Form und der Anatomie stimmen sie mit den unteren Blattabtheilungen gleichen Alters überein. Zuletzt sind die Ranken dünn und drahtartig, jeder Gipfel trägt ein Häkchen und nichts, was weniger blattähnlich wäre, ist auf der Pflanze zu finden. Auch *Bignonia*, z. B. *alba-lutea*, erzeugt eine ähnlich entwickelte Ranke von drei Zweigen, die auch wieder dreitheilig sind. Bei jungen wie auch bei älteren Pflanzen, unter gewissen Umständen, wie z. B. bei langsamem Wachsthum, ist das Blatt unmetamorphosirt. Fig. 18

Fig. 18.
Bignonia alba lutea.

zeigt ein Beispiel dieser Art, wo das erste Paar von zusammengesetzten Blättern aus drei ähnlichen Blättern besteht, während das zweite Paar sich in Blättchen und Ranken trennt. Wenn wir uns hier wieder zu der Embryologie dieser Theile wenden, finden wir, dass das junge zusammengesetzte Blatt in der Struktur ganz homogen ist, und erst während des späteren Wachsthums wird der obere Theil in ein ganz anderes Organ metamorphosirt. In Fig. 19 sind Längsschnitte durch die Gipfel von jungen Ranken (1 und 2), deren anatomische Verwandtschaft deutlich ist, dargestellt. Fig. 20 ist eine ver-

grösserte Darstellung von drei gipfelständigen Rankenhäkchen, die ungebogen und unregelmässig lang sind, und alle Eigenschaften der echten Lamina haben.

Bei *Corydalis* (z. B. *vesicaria*) sind diese Blattformen überaus häufig, in der Regel aber hört die Metamorphose vor der Vollendung auf. Hin und wieder aber geht ein Blatt in völlig verwandelte Rankenabtheilungen aus. Viele Leguminosen sind mit ähnlich erzeugten Ranken versehen; wie z. B. *Vicia Sepium,* bei welcher die 3—5 gipfelständigen Blättchen des zusammengesetzten Blattes in Ranken metamorphosirt werden, die aber in einem früheren Stadium mit den anderen Blättchen identisch sind.

Fig. 19.
Bignonia alba lutea.

Ausser dass *Pisum sativum* die bekannten Uebergangsformen auf seinen ersten 6—7 Knoten hervorbringt, kann es durch sorgfältiges Wegschneiden der Blätter und Nebenblätter beim Beginn des Wachsthums der Pflanze dazu gebracht werden, interessante Rückbildungsformen hervorzubringen, von denen einige in beifolgender Figur 21 dargestellt sind. Derselbe Vorgang findet bei Störung des Wachsthums der Keimlinge, durch Schnecken, durch einen steinigen Boden etc. dann und wann statt. Wir machen auf *A, D, E* und *G* aufmerksam. Die Rankenentwickelung bei den *Lathyrus*-Species ist der eben beschriebenen ähnlich. Die Ranken von *ochrus,* obgleich gewöhnlich unverzweigt, haben manchmal 2—3 kleine Blättchen daneben entwickelt und hin und wieder findet man interessante Uebergangsformen, wie 1 Blättchen und 2 blattähnliche Ranken oder 3 rankenähnliche Blättchen. Ein Versuch, *L. aphaca* dazu zu bewegen, ihre Ranken zu ihrem Blattursprung zurück zu verwandeln, schlug fehl wegen der reichlichen assimilirenden Oberfläche des vierwinkeligen Stengels.

Fig. 20.
Bignonia alba lutea.

Wir wollen uns jetzt zu den Ranken bei den *Cucurbitaceen* wenden. Diese sind zuweilen 2—3 Mal verzweigt, wie bei *Cyclantha*; in anderen Fällen sind sie einfach, wie bei Bryonia etc. Wir nehmen ein Beispiel der letzteren Classe, nämlich *Pilogyne*

suavis. Die Ranke ist durch die Metamorphose des ersten Blattes der axillären Knospe gebildet. Sie erhebt sich von dem Tragblatt unter einem Winkel, der fast 90° misst, biegt sich gegen den Stengel schnell um, und breitet sich in dem offenen gegenüber liegenden Raum aus. Die Stelle ihres Ursprungs wie auch ihre frühere Form beweisen, dass sie am Anfange ein Blatt ist. Die beigefügten Figuren 22 stellen eine Serie dar, die

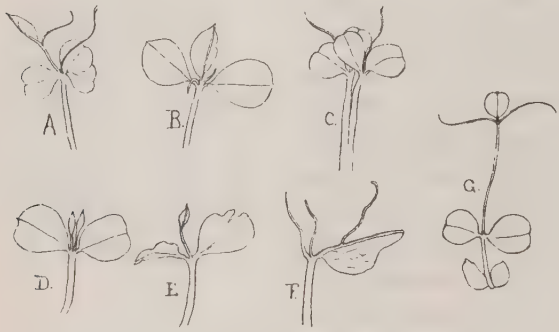

Fig. 21.
Pisum sativum.

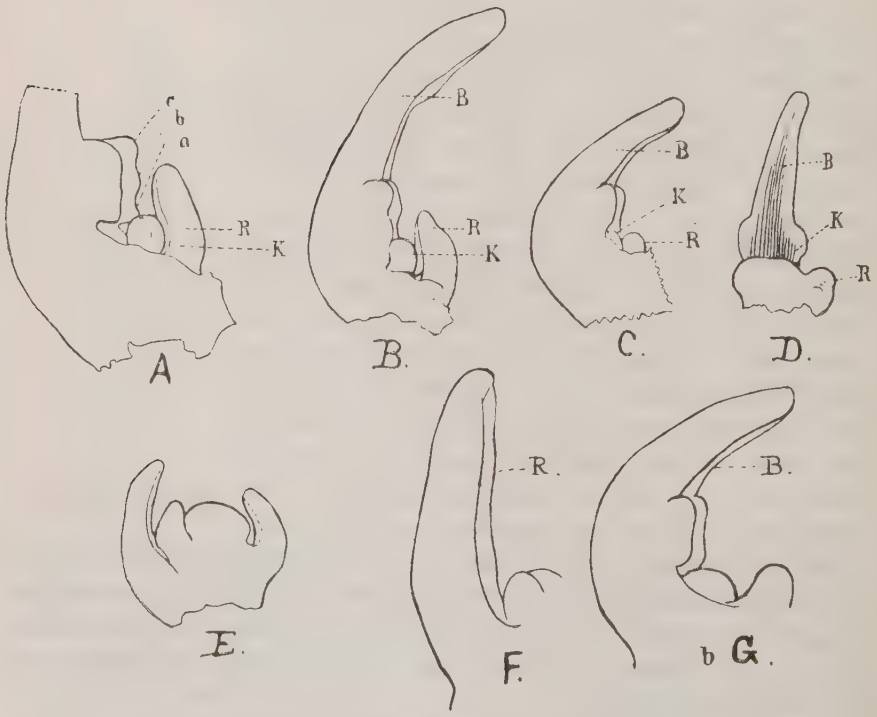

Fig. 22.
Pilogyne suavis.

von dem Vegetationspunkt ausgeht und eine Stufe erreicht, wo die Ranke *(R)* wie auch das Tragblatt, in dessen Winkel sie entsteht *(B)*, Verschieden-

heiten des Wachsthums aufzuweisen beginnen. Figur *D* ist von der Stengelseite her aufgenommen mit einer Ansicht des Inneren vom Tragblatte. *F* und *G* sind eine Ranke und ein Blatt gleicher Grösse, an denen man merken kann, dass der früheste Unterschied zwischen den beiden von dem Auswuchs des unteren Theils der Lamina herrührt, welcher die Seitenabtheilungen des künftigen Blattes bildet. Bevor dieses Stadium erreicht ist, sind beide, Blatt und künftige Ranke, auf der inneren Seite concav, gegen ihre Stengelachse ein wenig geneigt und zeigen gleichmässig das erste Laminarstadium eines jungen Blattes. Später, wenn das Blatt völlig ausgewachsen ist und die Ranke zu einem cylindrischen, schlanken, sich schlängelnden Organ geworden ist, sind die beiden ebenso weit verschieden, als es zwei Organe nur sein können.

Bei anderen Cucurbitaceen haben wir wieder ein Zeugniss für die Realität der Metamorphose, nämlich die Uebergangsformen, die bei der progressiven Entwickelung des Keimlings hervorgebracht werden. In den beigefügten Figuren 23 von *Benincasa hispida* ist

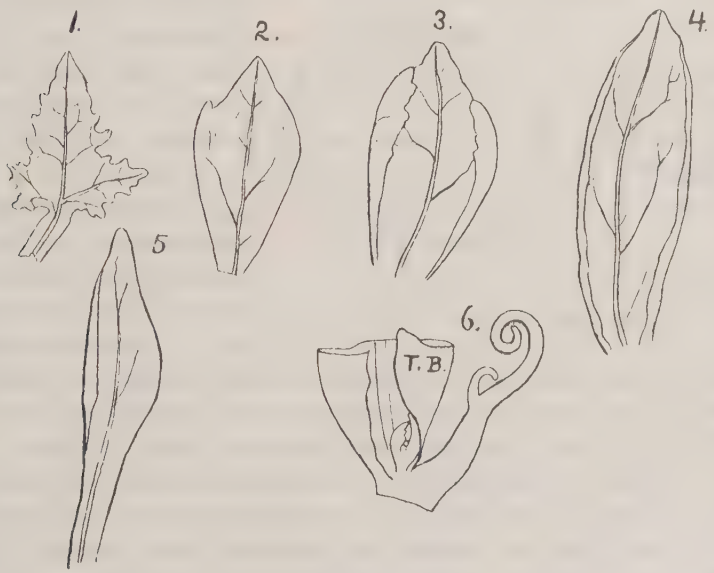

Fig. 23.
Benincasa hispida.

eine solche Serie dargestellt. Jede Figur ist das erste Blatt eines axillären Sprosses von der normalen Gestalt bis zu der Ranke. Nur in der letzten Figur ist ein Theil des Tragblattes *T.B.* mit dargestellt.

O. Müller folgert in seinen Forschungen über die Ranken dieser Familie (Cohn, Beiträge zur Biol. der Pflanzen B. 5 IV Heft 2), dass die eigentliche Ranke der Cucurbitaceen eine Blattspindel sei, aber er behauptet auch, dass man einfache Ranken auf solchen Species, die auch verzweigte Formen tragen, „als aus einem Stengel und einer Blattspindel bestehend ansehen müsse, da der untere Theil mit der Anatomie des Rankenstammes, der obere mit dem des Rankenzweiges übereinstimme".

Kaufholz (Morphologie der Keimpflanzen) hat den Charakter dieser Formen deutlich erkannt und ihren einfachen Blattursprung klar gelegt (siehe Figuren 60, 61, 62 im oben erwähnten Werke). Aber da Schenk (über Lianen) seitdem dieselbe Behauptung wie Müller gemacht hat, wurden unzweifelhaft einfache Ranken auf Species, die auch verzweigte Ranken trugen, einer sorgfältigen Untersuchung unterzogen, ohne dass irgend eine Spur von Stengelstruktur von der Basis bis zum Gipfel gefunden worden wäre, wobei die Querschnitte ganz die nämlichen waren wie bei Bryonia und anderen einfachen Ranken. Die beigefügte Figur 24 der Ranke (*1* oberer, *2* unterer Theil) von *Cucurbita verrucosa* stellen diese Thatsachen dar.

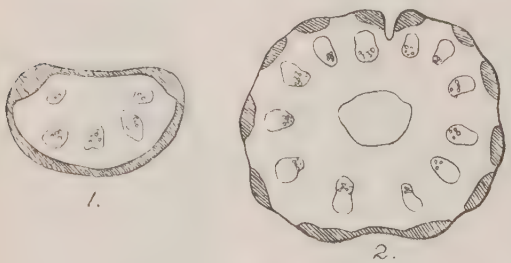

Fig. 24.
Cucurbita verrucosa, Base und Apex tendril.

Wenn also die Blattranken, wie in den beschriebenen Fällen, in ihren Uebergangsformen jede Verwandlungsstufe von einem Organe zum anderen zeigen und ferner wenn die Entwickelungsgeschichte deutlich darauf hinweist, dass die Ranke, wie auch das Blatt, auf derselben Pflanze an derselben Stelle erscheinen und dass sie in den früheren Stadien vollständige Identität der Struktur haben und dann durch allmähliche Verwandlung zu weit verschiedenen Endformen gelangen, so muss ich gestehen, dass mir die Kunst, in diesen Erscheinungen etwas anderes zu sehen als einen Beweis realer Metamorphose, ganz und gar fehlt.

Zusammenfassung.

Bei den im Vorstehenden besprochenen Beispielen der Metamorphose ist schon gelegentlich darauf hingewiesen worden, welche Be-

deutung die einzelnen Fälle für die Lösung der Frage nach dem Vorhandensein einer realen Metamorphose haben. Um indess zu einem vollständigen und endgültigen Resultat zu gelangen, ist es nöthig, dass wir die einzelnen Methoden und Schlussfolgerungen hier zusammenfassen.

Es sind hauptsächlich drei Wege, die wir eingeschlagen haben, um Aufschluss über das Wesen der Metamorphose zu erlangen und Argumente für unsere Schlussfolgerung zu gewinnen: In manchen Fällen haben wir die Entwickelungsgeschichte der metamorphosirten Gebilde verfolgt, bei einigen Beispielen haben wir durch experimentelle Aenderung der äusseren Umstände eine Beeinflussung des Entwickelungsganges metamorphosirter Organe versucht, und endlich sind in einer Reihe von Fällen die Uebergangsformen zwischen typischen und metamorphosirten Organen für die Untersuchung verwendet worden. Was zunächst die erste der Methoden betrifft, welche durch Beobachtung der Entwickelungsgeschichte zum Ziel zu kommen sucht, so ist ja dabei zu bedenken, dass, wie ja schon in der Einleitung gesagt wurde, nur dann von einer realen Metamorphose gesprochen werden darf, wenn das Organ in seiner ersten Anlage typische Eigenschaften erkennen liess und erst im Laufe der Entwickelung metamorphosirt wurde. Die Frage ist nun, ob in der That ein Pflanzenorgan in seiner ersten Jugend schon irgendwelche typische Eigenschaften besitzt, an denen das Organ schon in diesem Stadium mit Sicherheit erkannt werden kann. Neuere Autoren haben diese Frage mit grosser Bestimmtheit verneint, und wenn ihre Ansicht zu Recht bestände, so wäre es in des That lächerlich, von einer realen Metamorphose sprechen zu wollen Wenn ein Organ von einer unbebestimmten Zellengruppe seinen Ausgang nimmt und in einem Falle zum Blatt, im anderen Falle zum Dorn wird, so haben wir eben nichts anderes vor uns als eine Substituirung und es wäre willkürlich, in diesem Falle die Anlage, aus welcher der Dorn sich entwickelte, als Blattanlage zu bezeichnen. In der That aber liegt die Sache anders, wir können schon in frühen Entwickelungsstadien an der Anlage des Blattes gewisse Merkmale entdecken, welche für die Blattnatur der Anlage ausschlaggebend sind.

Man hat wohl behauptet, dass eine Anlage als Blatt erst dann erkannt und bezeichnet werden kann, wenn sie sich in dem dritten Entwickelungsstadium im Sachs'schen Sinne befindet, d. h. wenn nach erfolgter Streckung die innere Differenzirung sich vollzieht, und Frank gibt sich die Mühe, die Thatsache mitzutheilen, dass ein

in diesem Stadium befindliches Blatt keine Metamorphose mehr durchmachen kann. Diese Thatsache wird niemand bestreiten wollen; wenn aber ein Organ erst dann seinen Namen verdient, wenn es gänzlich ausgewachsen ist, so kann weder in der Botanik noch in irgend einer anderen Wissenschaft von realer Metamorphose gesprochen werden. Das Wort „Metamorphose" ist dann nicht nur ausschliesslich der Ausdruck einer Idee, sondern der Ausdruck einer recht überflüssigen Idee.

Das junge Blatt ist schon sehr bald nach seiner Anlage sehr gut durch gewisse Eigenschaften charakterisirt. Es entsteht an einer bestimmten Stelle des Vegetationspunktes, die flache oder muschelförmige Gestalt seiner Lamina unterscheidet es von anderen sichtlichen Organanlagen, sein Wachsthum erfolgt intercallar und in der Achsel zwischen der Anlage und der Sprossoberfläche tritt gewöhnlich sehr früh eine Achselknospe auf, um anderer, mehr zufälliger Unterscheidungsmerkmale nicht zu gedenken. Alle genannten Merkmale sind Eigenschaften, die dem Blatt und nur dem Blatt zukommen. Finden wir nun, dass sich aus einer so charakterisirten Anlage eine Ranke entwickelt, so liegt offenbar eine reale Metamorphose vor, und der Einwurf, dass die Anlage eben eine Rankenanlage gewesen sei, ist leicht zu entkräften. Unter einer „Rankenanlage" lässt sich überhaupt kein einheitlich charakterisirtes Gebilde vorstellen. Eine Ranke kann eben so gut auch aus einer Sprossanlage hervorgehen und diese letztere ist von einer Blattanlage wesentlich verschieden. Sie steht in der Achse eines mehr oder minder ausgebildeten Blattes, sie zeigt nicht nur achsillares Wachsthum, sondern sie besitzt einen Vegetationspunkt, auf welchem Blattanlangen oder andere seitliche Organe auftreten. Wollte man in dem letzteren Fall die Sprossanlage wiederum als eine Art von Rankenanlagen ansehen, so entsteht dadurch eine neue Schwierigkeit, dass aus einer ganz gleichen Anlage mit genau denselben charakteristischen Merkmalen in anderen Fällen durch nachträgliche Entwickelung und langsame, leicht zu verfolgende Aenderung ein Dorn hervorgehen kann. Wie würden wir nun eine „Dornanlage" zu charakterisiren haben? In dem eben geschilderten Falle hat der Dorn die Stellung eines Sprosses, seine Wachsthumsweise entspricht dem Wachsthum der Sprosse. Die Anlage, aus welcher er erwuchs, unterscheidet sich in nichts von einer Sprossanlage. In anderen Fällen sehen wir den Dorn aus einer Anlage hervorgehen, welche alle die oben geschilderten Merkmale einer Blattanlage zeigte. Es ist unmöglich aus solchen Fällen den Begriff einer Dornenanlage

zu definiren, und es ist einfach eine petitio principii, wenn man behaupten wollte, eine Dornanlage sei das, woraus ein Dorn entsteht! Der Pflanzenkörper trägt wohl unterschiedene Blattanlagen und Sprossanlagen, und wenn aus dem einen oder dem anderen dieser Gebilde durch einen abweichenden Entwickelungsgang eine Ranke oder ein Dorn hervorgeht, so liegt unzweifelhaft eine reale Metamorphose vor.

Die zweite Methode, welche zur Aufdeckung des Wesens der Metamorphose unternommen wurde, bestand darin, dass durch experimentelle Aenderung der Lebensbedingungen eine Beeinflussung des Entwickelungsganges metamorphosirter Gebilde versucht wurde. Es kann nicht Wunder nehmen, dass diese Methode bisher nur bei wenigen Pflanzen angewendet wurde; denn einmal kennen wir die Beziehungen nicht, in denen das Eintreten der Metamorphosen zu äusseren Verhältnissen steht, und wo es gelingt, einen Einblick in diese Dinge zu erlangen, da hält es oftmals sehr schwer, experimentell die erwünschten Bedingungen herzustellen. In den wenigen Fällen aber, in denen diese Methode ein Resultat hatte, liefert sie uns eine erwünschte Bestätigung der auf anderem Wege erlangten Schlüsse und beweist uns, dass wir nicht fehl gehen, wenn wir die in der Natur sich darbietenden Fälle in der gleichen Weise deuten.

Wir haben jetzt noch die dritte Methode zu besprechen, welche aus dem Vorhandensein von Uebergangsformen auf das Wesen der Metamorphose schliesst. Wir haben mancherlei Uebergangsformen kennen gelernt, Uebergänge zwischen Ranke und Blatt bei Pisum, zwischen Schuppe und Blatt bei Vitis, zwischen Dorn und Blatt bei Opuntia und anderes mehr. Man kann versucht sein, diese Bildungen in der Weise zu erklären, dass sie von Anfang an als Zwischenformen angelegt wurden, dass also schon in der Anlage die Form, die das Organ erreicht hat, vorher bestimmt war. Diese Hypothese hat aber eine grosse Schwierigkeit. Sie übersieht die Leichtigkeit, mit welcher alle Pflanzenorgane während ihres Wachsthums modificirt werden, sie trägt nicht Rechnung der weitgehenden Bildsamkeit der wachsenden Pflanzentheile. Die Uebergänge zwischen den einzelnen Zwischenformen einer Serie sind oft so sanft abgestuft, dass ihre Unterschiede innerhalb der Grenzen der natürlichen Variirbarkeit der wachsenden Organe liegen. Vergleicht man z. B. die sanft abgestuften Uebergänge zwischen Schuppen und Blättern in den Ranken von Vitis, wie wir sie früher beschrieben und abgebildet haben, mit den in Grösse und Gestalt jäh wechselnden Blüthen von *Mimulus Tilingi*, welche Vöchting durch Aenderung der Beleuchtungsintensität aus schon vor-

handenen gleichartigen Blüthenanlagen erzog, so wird man dem obigen Satze die Bestätigung nicht versagen können. Wenn aber die Modificirbarkeit eines Organs während seiner Entwickelung nicht in Abrede gestellt werden kann, so ist nicht einzusehen, weshalb den einzelnen Zwischenformen besonders organisirte Anfangsstadien zugeschrieben werden müssten.

Alle Glieder der ganzen Serie gehen aus gleichen Anlagen hervor. In jedem folgenden Gliede geht die Metamorphose während der Entwickelung einen kleinen Schritt weiter, bis im Endgliede der Reihe das volle Maass der realen Metamorphose erreicht wird, nach demselben Gesetze, welches die partielle Umwandlung der Zwischenformen von Schritt zu Schritt beherrscht. Die beigefügte Fig. 25

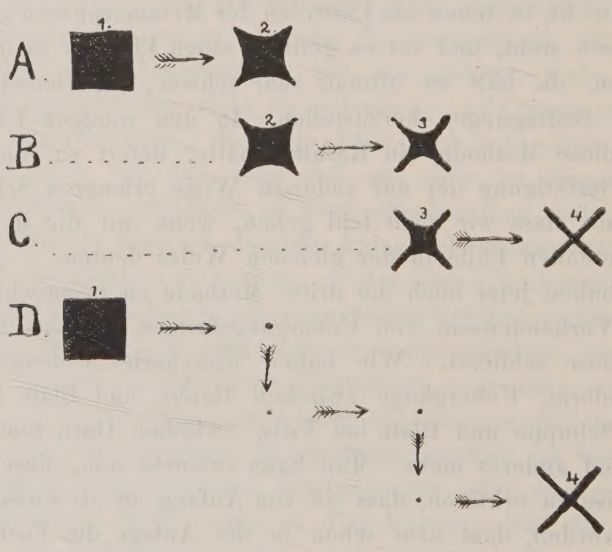

Fig. 25.
Diagramm.

mag den ausgesprochenen Gedanken veranschaulichen. Wenn man zugibt, dass hier *2* aus *1* in Serie A, und *3* aus *2* in Serie B und *4* aus *3* in Serie C entstehen kann, so ist kein Grund vorhanden, warum nicht durch eine kräftigere und raschere Anwendung derselben Bedingungen *4* aus *1* in Serie D entstehen sollte.